

**TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL**

Triin Edovald

**SOO-TÄHNIKSINITIIVA (*PHENGARIS ALCON*)
(*LEPIDOPTERA: LYCAENIDAE*) MUNEMISPAIGA
VALIK LIIGI LEVIKU PÕHJAPIIRIL**

Magistritöö

Juhendajad: MSc Margus Vilbas

PhD Tiit Teder

TARTU 2015

Sisukord

Sissejuhatus	4
1. Kirjanduse ülevaade	7
1.1. Päevaliblikate munemispäiga valik	7
1.1.1. Munemispäiga valik biotoobis	7
1.1.2. Munemispäiga valik toidutaime tasandil	8
1.1.3. Munemispäiga valik taimeosade tasandil	9
1.2. Soo-tähniksiniitiib	11
1.2.1. Liigi kirjeldus ja elutsükl	11
1.2.2. Südame-emajuure kirjeldus	14
1.2.3. Soo-tähniksiniitiiva eelistused munemispäiga valikul	15
2. Metoodika	18
2.1. Uurimisala	18
2.2. Munade loendus ning keskkonnaparameetrite kirjeldus	18
2.3. Andmeanalüüs	19
3. Tulemused	21
3.1. Munade paigutamine taime tasemel	21
3.2. Munade paigutamine võrse tasemel	23
3.3. Munade paigutamine võrse piires	24
4. Arutelu	27
4.1. Soo-tähniksiniitiiva munemispäiga eelistused Eestis	27
4.2. Populatsiooni suuruse hinnang	29
4.3. Liigi seisund ja kaitse Eestis	30
Kokkuvõte	33
Summary	35
Tänuavaldused	37
Kasutatud kirjandus	38

Sissejuhatus

Praegusel ajal oleme tunnistajaks paljude liblikaliikide arvukuse vähenemisele ning väljasuremisele (van Swaay *et al.*, 2013, 2006; Van Dyck *et al.*, 2009; Maes & Van Dyck, 2001; Warren *et al.*, 2001). Euroopa liblikate peamiseks ohuks on elupaikade kadumine, mille olulisimaks põhjuseks on maakasutuse muutused, eriti põllumajanduse intensiivistumine ja infrastruktuuri arenemine (van Swaay *et al.*, 2010). Viimastel kümnenditel on mitmete liblikaliikide arvukuse langust ning ruumilist ümberpaiknemist mõjutanud ka kliimamuutused (Wilson *et al.*, 2007), näiteks on täheldatud liikide levimist põhja poole (Parmesan *et al.*, 1999; Walther *et al.*, 2002). Liblikad reageerivad keskkonnamuutustele kiiremini kui näiteks linnud või soontaimed, sest neil on lühem generatsiooniaeg (Thomas *et al.*, 2004) ja nende levik on sageli piiratud spetsiifiliste elupaikadega (Brückmann *et al.*, 2010; Krauss *et al.*, 2010). Toidutaime- ja elupaigaspetsialistid on keskkonnamuutuste suhtes eriti tundlikud (Arnaldo *et al.*, 2013; Brückmann *et al.*, 2010; Ewers & Didham, 2006; Kotiaho *et al.*, 2005).

Kuna liblikate lokaalse väljasuremise üheks olulisemaks põhjuseks on elupaikade muutused (Maes & Van Dyck, 2001; Warren *et al.*, 2001), siis on liikide efektiivsemaks kaitseks oluline mõista nende elupaiganõudlust. Emase liblika valitud munemispaik defineerib arengukeskkonna tavaliselt nii muna kui ka sellest areneva rööviku jaoks (Wiklund, 1984), mõjutades seeläbi järeltulija ellujäämise tõenäosust ja kasvu (Bonebrake *et al.*, 2010; Grundel *et al.*, 1998; Thompson, 1988). Uurides munemiskäitumise eripärasid, peame suutma hinnata liblika eelistusi potentsiaalsete munemiskohtade vahel (Chew & Robbins, 1984).

Sobivat munemispaika otsivad liblikad peavad otsuseid vastu võtma mitmel tasandil: makroelupaigast (nt toidutaime rohkus; Kéry *et al.*, 2001; Krauss *et al.*, 2005), mikroelupaigast (nt taimkatte struktuur; Ravenscroft, 1994; Soares *et al.*, 2012), toidutaime liigist (Dimotsiou *et al.*, 2014; Reudler Talsma *et al.*, 2008) ning individuaalse taime omadustest (nt taime fenoloogia või lehevärvus; Arnaldo *et al.*, 2014; Stefanescu *et al.*, 2006; Thomas & Elmes, 2001; Wiklund, 1984) lähtudes. Munemispaiga valiku kriteeriumid on liigiti varieeruvad (Chew & Robbins, 1984; Thompson & Pellmyr, 1991), kuid märkimisväärsed erinevusi esineb ka ühe liigi erinevate populatsioonide vahel (Fordyce, 2005; Rodrigues & Moreira, 2002). Seetõttu saavad just populatsioonipõhised teadmised sageli määravaks edukal liigikaitsel lokaalsel tasandil.

Käesolevas töös on uurimise all tähniksinitiibade perekonda *Phengaris* Doherty, 1891, endise nimega *Maculinea* van Eecke, 1915 (Fric *et al.*, 2007), kuuluv soo-tähniksinitiib (*Phengaris alcon* Denis & Schiffermüller, 1775). Soo-tähniksinitiiva röövikud alustavad oma arengut monofaagsete herbivooridena, toitudes vastavalt ökotüübile peamiselt südame-emajuurel (*Gentiana cruciata* L.) või sinisel emajuurel (*G. pneumonanthe* L.) (Thomas *et al.*, 2013). Oma röövikulise arengu lõpetab liblikas obligatoorse mürmekofiilina sipelgapesades (Als *et al.*, 2001; Bereczki *et al.*, 2005; Wynhoff, 1998b), väljaspool sipelgapesi röövikud hukuvad.

Soo-tähniksinitiiva, nagu ka teiste tähniksinitiibade, arvukus on peaaegu kogu areaali piires kahanemas (Elmes & Thomas, 1992; van Swaay & Warren, 1999; van Swaay *et al.*, 2011). Rahvusvahelise Looduskaitseühingu (IUCN) punasest nimekirjast soo-tähniksinitiiba hetkeseisuga ei leia (Internet 1), kuid van Swaay *et al.* (2010) on oma töös välja toonud, et paljudes Euroopa Liidu riikides on liigi staatus hinnatud ohulähedaseks. Nii tähniksinitiibade toidutaimede kui ka peremeessipelgate populatsioonid on tundlikud maakasutuse muutuste suhtes, mistõttu liblikate elupaigad sõltuvad suurel määral rohumaade majandamisest (Rutkowski *et al.*, 2009).

Perekond tähniksinitiib on üks enim uuritud liblikaperekondi (Arnaldo *et al.*, 2013; Pech *et al.*, 2004), seda eeskätt liikide põneva elukäigu ning kaitsestaatuse tõttu. Kuna suur osa sinilibliklasi on elupaigaspetsialistid, on detailsed teadmised liikide ökoloogiast ning populatsioonidünaamikast võtmetähtsusega nende jätkusuutlikul kaitsel. 2012. aastal dokumenteeriti Eestis esimene, toidutaimena südame-emajuurt kasutav, soo-tähniksinitiiva populatsioon. Seni ei ole Eestis liigi kaitse seadusega reguleeritud ning ohustatud liikide punases nimestikus (2008. aasta seisuga) on soo-tähniksinitiiba hinnatud puuduliku andmestikuga liigiks (Internet 2). Kui teise Eestis levinud tähniksinitiiva – nõmme-tähniksinitiiva (*Phengaris arion* L.) uurimisega on Eestis juba mitu aastat aktiivselt tegeldud (Vilbas *et al.*, 2015), siis soo-tähniksinitiiva arvukusest ja elupaikade suurusest, samuti liigi ökoloogilistest eripäradest ülevaade puudub.

Antud töös on uurimise all soo-tähniksinitiiva munemiskoha valik ja -elistused Eestis, liigi leviku põhjapiiril. Populatsioonid, mis asuvad liigi leviku piirimaadel, erinevad tihti liigi tsentraalsetest populatsioonidest (Cassel-Lundhagen *et al.*, 2009; Hill *et al.*, 2011), näiteks oma ökoloogilistelt nõudmistelt ning eelistustelt (Bridle *et al.*, 2014; Krehenwinkel & Tautz, 2013). Kuna seni teadaolevad soo-tähniksinitiiva populatsioonid Eestis on väikesed ning

asuvad intensiivse põllumajandusega piirkonnas, on tegemist looduskaitsele prioriteetse liigiga. Käesolevas töös koondatakse kirjanduse põhjal info liblikate munemispäiga valiku mehhanismidest, rõhuga keskkonna ning toidutaime parameetritel, samuti antakse ülevaade uuritava liigi, soo-tähniksinitiiva ökoloogiast, sh munemispäiga eelistustest. Töö originaalosas esitatakse välitöödel kogutud andmetele põhinevad tulemused ning järeldused soo-tähniksinitiiva munemispäigaeelistustest Eestis, mis läbi laiendatakse teadmisi munemispäigaeelistuste varieeruvusest liigi levila põhjapiirini. Saadud tulemused võimaldaksid hinnata ka populatsiooni suurust ning välja pakkuda looduskaitsele soovitusi Eesti soo-tähniksinitiiva populatsioonide majandamiseks.

1. Kirjanduse ülevaade

1.1. Päevaliblikate munemispäiga valik

Emase liblika munemispäiga valik on päevaliblikate elukäigu üks keskseid aspekte, mis võib olulisel määral mõjutada populatsiooni jätkusuutlikkust (Rausher, 1979). Munemiskäitumine, olles paljude oluliste putuka-taime vahelisi interaktsioone uurivate tööde aluseks (Renwick, 1994; Schoonhoven *et al.*, 2005; Thompson & Pellmyr, 1991), on üheks oluliseks informatsiooniallikaks päevaliblikate elupaiganõudluste uurimisel. Liblikaröövikud on tavaliselt väheliikuvad ja nende kohasus sõltub suuresti sellest, kuhu emane liblikas otsustab munad asetada. Munemispäiga valik mõjutab rööviku edukust (ja seeläbi emase liblika enda kohasust) kahel viisil: esiteks tõenäosust, et munast koorub röövik, ning teiseks rööviku kasvu ja seeläbi viljakust (Rausher, 1979). Seega on munemiskäitumine liblikakaitse fundamentaalne aspekt, mille põhjalik tundmine on elulise tähtsusega ohustatud liblikaliikide elupaikade majandamisel (nt Carleton & Schultz, 2013; Jansen *et al.*, 2012; Johst *et al.*, 2006).

Tavaliselt sobib ainult mürdosa liblikaliigi elupaigast liigispetsiifilisele toidutaimele ning ainult osa toidutaimedest on sobivad munemiseks ning edaspidiseks röövikute arenguks (Dennis, 2010). Seetõttu mängivad putukate elus olulist rolli signaalid, mis kutsuvad esile või hoiavad ära munemist. Järjestikku peab tegema mitmeid hierarhilisi valikuid: milline on sobiv biotoop, mikrokliima, toidutaimeliik, toidutaimeliikide paiknemine teiste taimede suhtes ning toidutaimeliikide hulk ja viimaks otsus konkreetse taimeliikide kasuks (Dennis, 2010; Janz, 2002; Thompson & Pellmyr, 1991)

1.1.1. Munemispäiga valik biotoobis

Toidutaimeliikide olemasolu elupaigalaigul peetakse reeglina peamiseks päevaliblikate arvukust reguleerivaks faktoriks. Toidutaimeliikide olulisus munemispäiga sobivuse näitajana on selge monofaagide puhul, kelle munemispäiga valikut piirab suuresti sobiva taimeliikide olemasolu ja arvukus (Komonen *et al.*, 2004; West & Cunningham, 2002). Toidutaimeliikide hulk omakorda korreleerub tavaliselt elupaiga laigu suurusega (Eichel & Fartmann, 2008; Krauss *et al.*, 2005), taimeliikide tihedus aga ei pruugi seda teha.

Samas on näidatud, et mitte alati ei kasuta liblikas munemiseks kogu toidutaimede esinemisala (Gutiérrez *et al.*, 1999), mistõttu munetud munade arv ei pruugi otseselt sõltuda toidutaimede arvukusest ega ka elupaiga suuruselt (Jansson, 2013; Rabasa *et al.*, 2005). Sellist valikulist ressursside kasutamist võib seostada varieeruvate mikrokliimaatiliste oludega (päikese-kiirgus, temperatuur, tuulisus, sademed), millest liblikate kui ektotermsete organismide areng sõltub olulisel määral. Mikrokliima on omakorda mõjutatud maastiku topograafiast (kõrgus merepinnast, pinnavormide kallakus, ekspositsioon jm; Dennis, 2010). Nii näiteks on põhjasuunalistel nõlvadel ning varjulistes kohtades madalamad ning lõunasuunalistel päikesele avatud nõlvadel kõrgemad temperatuurid (Weiss *et al.*, 1988).

Mikrokliimaatilised erinevused mõjutavad liblika termoregulatsiooni, noorjarkude (munad, röövikud, nukud) arengukiirust ja –kestust, samuti toidutaimede ning putuka arengu sünkroonsust (Hellmann, 2002; Weiss *et al.*, 1988). Lisaks on mikrokliimaatilistest tingimustest sõltuvad liblikate paaritumis- ja munemisprotsess (Dennis, 2010). Tehes esimesi valikuid sobiva munemiskoha valikul tuleb kasuks maastiku heterogeensus: künkad, orud, hõredama taimkattega ja põõsastunud alad pakuvad liblikatele võimaluse ümberorienteeruda vastavalt vajadusele jahedamatesse, soojematesse, kuivematesse, niiskematesse või vähem tuulistesse kohtadesse (Weiss *et al.*, 1988).

1.1.2. Munemispäiga valik toidutaimede tasandil

Valdav enamus liblikate seltsi (*Lepidoptera*) kuuluvaid liike on taimtoidulised. Paljud neist on monofaagsed ehk spetsialiseerunud ainult ühele või paarile lähedalt suguluses olevale taimeliigile ja valivad seega hoolega, millisele taimel munad asetada. Spetsialistidele vastanduvad generalistid ehk polüfaagid, kes võivad toituda kahe või enama taimesugukonna esindajatel (Gates, 1980). Samas on ka generalistidel munemiseelistustes teatud hierarhia, mis lähtub erinevate taimeliikide sobilikkusest, näiteks nende toiteväärtusest, taimede eritavatest kaitsekemikaalidest, mikrokeskkonnast jne (Cunningham *et al.*, 2001; Salamah *et al.*, 2010; Thompson & Pellmyr, 1991; Wiklund, 1975, 1981). Spetsialiseerumismäär varieerub liigiti (Fiedler, 1995), kuid toidutaimede valik võib varieeruda ka liigi või isegi populatsiooni piires (Gates, 1980; Singer *et al.*, 1988).

Alati ei vii aga sobiva toidutaimede leidmine munemiseni (Wiklund, 1984). See tähendab, et lisaks taime põhimõttelisele sobivusele on olulised ka muud biootilised, samuti abiootilised tegurid. Valiku tegemisel suunavad emast erinevad taime parameetrid: taime fenoloogiline järk ning suurus, lehtede omadused, liigikaaslaste munad-röövikud, mikrokliimaatilised tingimused (Árnyas *et al.*, 2006; Dennis, 2010; Reudler Talsma *et al.*, 2008; Schoonhoven *et al.*, 2005; Stefanescu *et al.*, 2006; Thompson & Pellmyr, 1991).

Üheks tähtsaks taime kui munemissubstraati iseloomustavaks teguriks on taime suurus, mille olulisust on seostatud nii biomassi kui ka toiteväärtusega (Heisswolf *et al.*, 2005; Lastra *et al.*, 2006). See võib osutada oluliseks ka röövikutevahelise konkurentsi vältimisel (Stefanescu *et al.*, 2006). Eelistatud ei pruugi olla taimed, mis on lihtsalt suured, vaid need, mis oma suurusega eristuvad muust taimestikust (Eichel & Fartmann, 2008; Garcia-Barros & Fartmann, 2009; Christer Wiklund, 1984). Samas on leitud ka liblikaliike, kes eelistatult munevad hoopis väiksematele taimedele, kus röövikud arenevad tänu lähedasele soojale pinnasele kiiremini (Thompson & Pellmyr, 1991).

Emaste valikuid võivad oluliselt mõjutada ka taimeosade parameetrid, millest röövikud eelistatult toituvad ning taimedele varem munetud munad. Sellisteks taimeosadeks on erineva vanuse, värvusega ja struktuuriga lehed (Benson *et al.*, 1975; Gates, 1980; Stefanescu *et al.*, 2006), tipmine meristeem (Benson *et al.*, 1975) ja paljunemisorganid (Liu *et al.*, 2010; Thomas & Elmes, 2001). Lisaks taimeorganite kvaliteedi eristamisele on täheldatud, et kui kannibalism ja konkurents ressursside pärast on tõenäolised, võivad emastel liblikatel areneda ka mehhanismid taimele juba munetud munade hindamiseks (Thompson & Pellmyr, 1991).

1.1.3. Munemispäiga valik taimeosade tasandil

Samamoodi nagu liblikad teevad valikuid taimeliikide ja -isendite vahel, võivad nad eelistada munemisel üht taimeorganit teisele. Seda eriti siis, kui viimaste keemiline koostis, toitainete sisaldus ja tekstuur on kooruvate röövikute jaoks erineva kvaliteediga (Thompson & Pellmyr, 1991). Liblikaröövikud toituvad enamasti erineva vanusega lehtedest, harvemini õitest või õienuppudest, kuigi on teada ka juurtel ning viljadel toituvaid liblikaliike (Garcia-Barros & Fartmann, 2009; Gilbert & Singer, 1975). Liigid võivad olla ka taimeorganite tasandil rohkemal või vähemal määral spetsialiseerunud. Erinevatel lähedastel sugulasliikidel toituvaid liblikaliike uurides on leitud, et kasvult väiksematel taimedel toituvate

liikide röövikud kasutavad toiduks suuremal hulgal erinevaid taimeorganeid, kui need, kes toituvad suurematel taimedel (Thompson, 1983).

Samuti võivad liblikad teha vahet sama tüüpi taimeorganite piires, näiteks valides, milline leht või lehe osa on munemiseks sobivaim. Lehti võidakse eristada suuruse (Potter *et al.*, 2009), värvi (Kelber, 1999; Stefanescu *et al.*, 2006), taimel paiknemise ning vanuse alusel (Ellis, 2003). Eelistatud võib olla ka üks lehe külge teisele (Ellis, 2003; Reudler Talsma *et al.*, 2008). Võrreldes lehe alaküljega, võib lehe ülakülg olla soojem või jahedam sõltuvalt transpiratsiooni määra, lehe suurusest, kujust, peegeldustegurist ja kõrgusest maapinnast. Lehe alakülg on tavaliselt jahedam ning niiskem kui ülakülg (Schoonhoven *et al.*, 2005). Lehe alumisele küljele munedes kaitsevad liblikad munast arenevat röövikuid vihma, tuule ja UV-kiirguse võimaliku kahjuliku mõju eest (Tschenn *et al.*, 2001). Õitest toituvate liblika-liikide munemiskoha valikul võib oluliseks osutuda õite arengujärk (Árnyas *et al.*, 2006; Thomas & Elmes, 2001).

Lisaks taimeorgani kvaliteedile ja mikrokliimaatilistele tingimustele võivad munade paigutamisel osutada oluliseks ka parasitismi ja kiskluse vältimine. Osade liblikate jaoks on sipelgate kohalolu taimel munemist soodustavaks faktoriks (Ellis, 2003; Ralph Grundel & Pavlovic, 2007), teiste liikide jaoks võivad sipelgad olla aga arvestatavad kiskjad (Benson *et al.*, 1975; Brakefield *et al.*, 1992; Jones, 1987). Sipelgate vältimiseks valivad liblikad munemiseks näiteks lehed, mille struktuur võimaldab munade tugevamat kinnitamist lehele (Brakefield *et al.*, 1992) või munevad toidutaimede köitragude tippudesse, kust sipelgatele on neid raskem kätte saada (Benson *et al.*, 1975). Kaitsemehhanismina võib käsitleda ka munemiskäitumist, kus osade liikide emased eelistavad muneda taimeosadele, kuhu on juba munetud. Selline käitumine tõstab röövikute kohasust, kelle kaitsemehhanismid parasitoidide ja kiskjate vältimiseks ning eemale peletamiseks (aposemaatiline värvus, söödamatus, pea jõnksutamine jm) töötavad suuremates gruppides tõhusamalt (Stamp, 1982).

1.2. Soo-tähniksinitiib

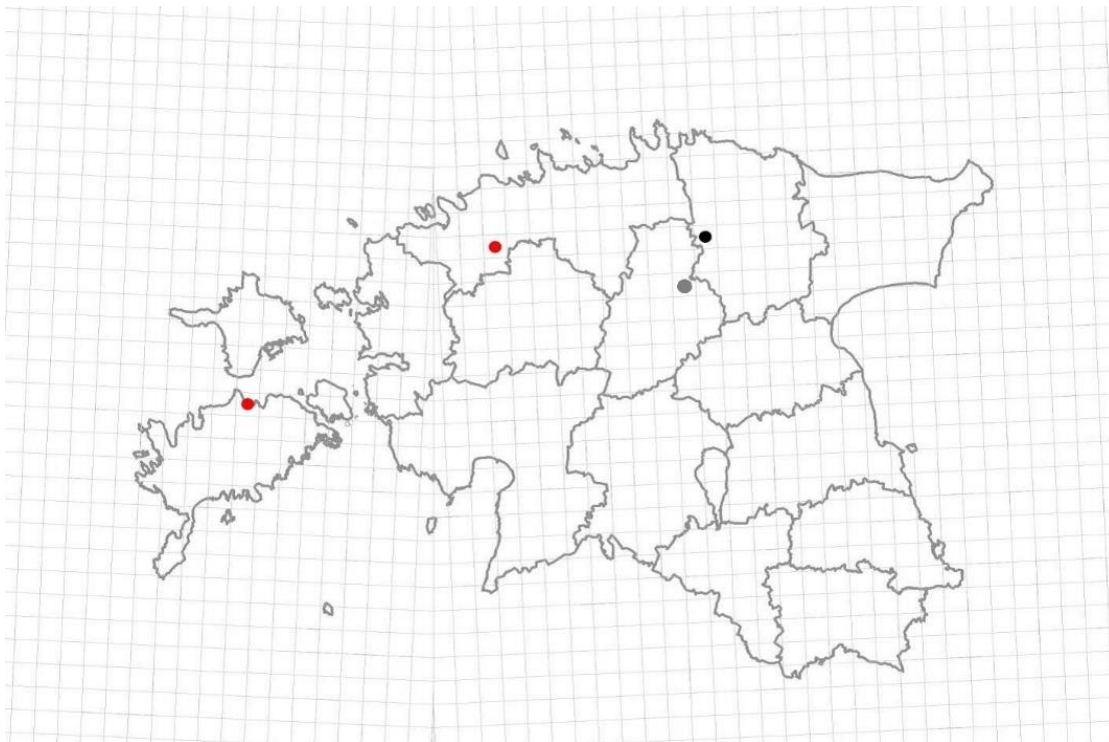
1.2.1. Liigi kirjeldus ja elutsükel

Käesolevas töös on uurimise all liblikaliigi soo-tähniksinitiib kserofiilne ökotüüp, keda varasemalt on käsitletud nii eraldi liigi (*P. rebeli*) kui ka alamliigina (Bereczki *et al.*, 2005; Thomas *et al.*, 1989). Kahe ökotüübi vahel on tuvastatud märkimisväärsed ökoloogilisi erinevusi, eeskätt toidutaimede ja peremeessipelgate kasutuses (Als *et al.*, 2004; Czekeš *et al.*, 2014; Tartally *et al.*, 2014; Timus *et al.*, 2013). Morfoloogilisi ega ka geneetilisi erinevusi hiljutistes uuringutes *P. alcon*'i ja *P. rebeli* vahel ei ole leitud (Fric *et al.*, 2007; Pech *et al.*, 2004; Pecsénye *et al.*, 2007; Sielezniew *et al.*, 2012) ja seetõttu käsitletakse neid käesolevas töös ökotüüpidenä.

Soo-tähniksinitiiva (edaspidi STS) kserofiilse vormi esinemine on varasemalt dokumenteeritud 16 Euroopa riigis (van Swaay & Warren, 1999). 2004. aastal leiti STS-i kserofiilse ökotüübi populatsioonid esmakordselt ka Leedust (Kazlauskas, 2004). Asudes lähimatest populatsioonidest Ida-Poolas enam kui 500 km kaugusel, oli sealse populatsiooni näol tegemist seni teadaolevalt ühe Euroopa põhjapoolsema leiukohaga (Oškinis, 2013; Sielezniew *et al.*, 2012; Stankiewicz *et al.*, 2005). STS-i esinemist ei ole dokumenteeritud Soomes ega Skandinaavias (Wynhoff, 1998b) ning Lätist on avastatud sinise-emajuure ökotüübi populatsioonid (E. Õunap, suulised andmed).

Eestis avastati esimene, ja käesolevas töös uuritud, STS-i populatsioon 2012. aastal Jani Paleni poolt (joonis1). Hetkeseisuga on liiki dokumenteeritud ühelt 10x10 kilomeetrisele UTM kaardiruudule Lääne-Viru maakonnas (T. Tammaru, T. Teder, M. Vilbas pers. komm.). 2014. aastal avastati Järvamaalt Leili Roosälga poolt uued STS-i elupaigad: paar-kolm metsaga eraldatud rohumaad (E. Õunap, suulised andmed). Mõlemas elupaigas on tegemist südame-emajuurel toituva ökotüübiga. Käesolevas töös uurimise all olev populatsioon asub laiuskraadil 59°13'51'' ja on seega teadaolevalt liigi levila põhjapoolseim asurkond.

Varemalt on liik Eestis dokumenteeritud vaid kahe üksikleiu näol (Jürivete & Õunap, 2008; Petersen, 1927; joonis 1). Esimesed andmed pärinevad 1927. aastast Saaremaalt Parasmetsast (Petersen, 1927) ning teine leid on 1977. aastast Harjumaalt Laitsest (Jürivete & Õunap, 2008). Taasleidude puudumisel on liik jäetud välja Eesti fauna nimestikust ja Eesti liblikate määrajast (Viidalepp & Remm, 1996).



Joonis 1. Soo-tähniksinitiiva leiukohad Eestis UTM ruutude kaupa. Varasemad üksikleidud on tähistatud kaardil punasega. 2012. aastal avastatud populatsioon on tähistatud mustaga ning 2014. aastal avastatud populatsioon halliga.

Rahvusvahelise Looduskaitseühingu (IUCN) punasest nimekirjast STS-i käesolevaga ei leia (Internet 1), kuid van Swaay *et al.* (2010) on oma töös välja toonud, et Euroopa Liidu riikides on liigi staatus hinnatud ohulähedaseks (ingl. k. *near threatened*). Eestis ei ole STS-i kaitse seadusega reguleeritud ning ohustatud liikide punases nimestikus (2008. aasta seisuga) on liik hinnatud puuduliku andmestikuga liigiks (Internet 2).

Tähniksinitiibade arvukuse vähenemise põhjused on sarnased teiste liblikaliikidega, kuid kõrge spetsiifilisus toidutaime ja peremeessipelga suhtes on neist eriti haavatava perekonna teinud (Wynhoff, 1998a). STS-i kserofiilne ökotüüp on ohustatud peamiselt intensiivse karjatamise ning elupaikade fragmentatsiooni tõttu, kuna tema elupaigad on bioloogiliste interaktsioonide tõttu niigi limiteeritud (Rákosy & Vodă, 2008; Timus *et al.*, 2013).

Peamiseks liigi arvukust piiravaks faktoriks peetakse sobivate elupaikade hulka, kus eksisteerivad koos sobiv peremeessipelgas ja toidutaim (Clarke *et al.*, 1997; Elmes & Thomas, 1992; Grill *et al.*, 2008; Hochberg *et al.*, 1994; Meyer-Hozak, 2000). STS-i puhul on hinnatud, et elujõulise populatsiooni tagamiseks peab toidutaima ja peremeessipelgate kooseksisteerimise määr olema 10% – s.t umbes kümnendik röövikutest peaks sattuma peremeessipelga kolooniatesse (Witek *et al.*, 2008).

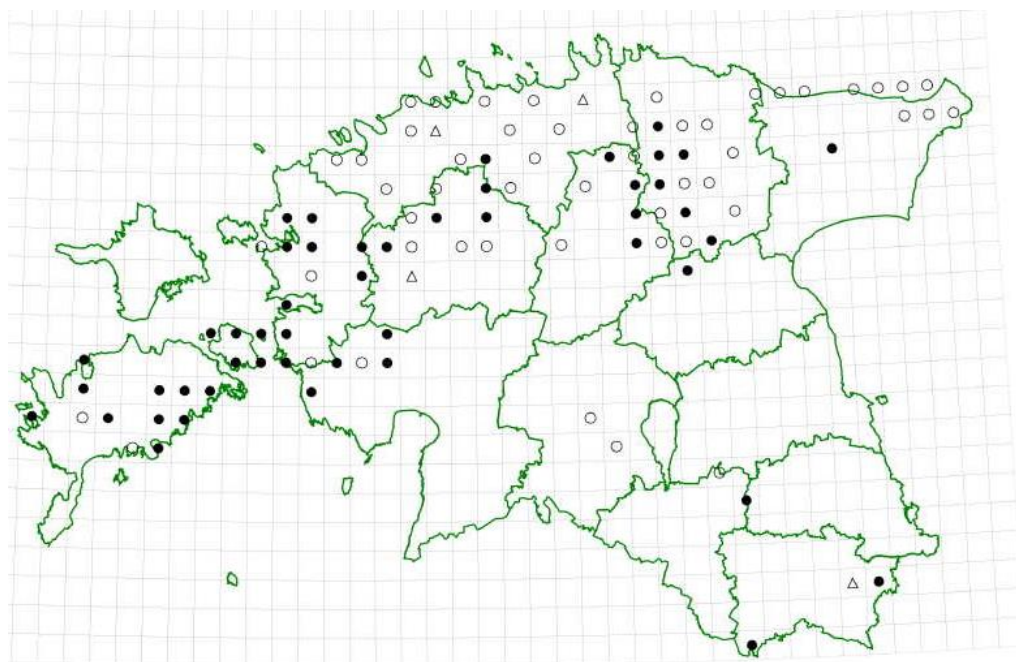
STS-i kserofiilne ökotüüp asustab toitainetevaeseid kuivi rohumaid ja lubjarikkaid niite (Munguira ja Martin, 1999; Stankiewicz *et al.*, 2005), kus kasvab südame-emajuur (*Gentiana cruciata* L.), saksa emajuureke (*Gentianella germanica* (Willd.) E.F.Warb.) või põld-emajuureke (*Gentianella campestris* (L.) Boerner) (Steiner *et al.*, 2003). Liiki võib leida merepinnast kuni 2300 m kõrgusel (Wynhoff, 1998b).

STS-i valmikud lendavad juuni keskpaigast juuli keskpaigani umbes nelja nädala vältel (Árnyas *et al.*, 2006, 2009; Korösi *et al.*, 2008; Meyer-Hozak, 2000; Nowicki *et al.*, 2009; Timus *et al.*, 2013). Nende keskmiseks elueaks on hinnatud orienteeruvalt 6 päeva (Timus *et al.*, 2013). Munad munetakse emajuure taimedele ühe kaupa või väikeste kogumikena ning enamik munadest koorub umbes üks nädal pärast munemist (Hochberg *et al.*, 1992). STS muneb oma munad toidutaima õitele või lehtedele ja neist kooruvad röövikud toituvad toidutaimel umbes kolm nädalat (Hochberg *et al.*, 1992; Meyer-Hozak, 2000).

Neljandasse vastsejärku jõudes kukutavad röövikud end toidutaimelt maha ning ootavad, kuni mõni korjel olev rautsik nad endaga kaasa viib (Witek *et al.*, 2008). Sipelgakolooniates elavad nad sotsiaalsete parasiitidena 11 kuni 23 kuud (Sielezniew & Stankiewicz, 2007; Thomas & Elmes, 2001). See tähendab seda, et ühe põlvkonna tähniksinitiiva röövikutest osa areneb samas sipelgakoloonias ühe, teised kaks aastat selleks, et kõigile jaguks arengutsükli läbimiseks piisavalt toitu (Witek *et al.*, 2006). STS on käotüüpi toituja: tema röövikuid söödetakse sipelgatööliste poolt „suust-suhu“ (Thomas & Elmes, 1998), nagu nad oleksid osa sipelgate endi järglaskonnast (Als *et al.*, 2004). Rautsikute koloonias toitudes omandavad nad 98% lõplikust kehamassist (Thomas & Elmes, 2001).

1.2.2. Südame-emajuure kirjeldus

STS-i kserofiilse ökotüübi peamine toidutaim, südame-emajuur kuulub emajuureliste sugukonda (*Gentianaceae*) ja on levinud peaaegu kogu Euroopas (v.a Portugalis, Briti saartel, Skandinaavias) ja Lääne-Aasias. Taim kasvab kuivadel lubjarikastel niitudel ning näiteks Eestis õitseb juulist septembrini. Tegemist on laiade lehtedega lihaka taimega, mis võib kasvada 15-50 cm kõrguseks (Kukk, 2009). Taimel on tüüpiliselt 1-10 võrset, millest igal on männastena 10-20 tumesinist õit (Árnyas *et al.*, 2006; Oškinis, 2013). Igas õies moodustub keskmiselt 100 seemet (Dolek *et al.*, 1998; Kéry *et al.*, 2001). Südame-emajuur on hemikrüptofüüt, mis tähendab, et taim elab ebasoodsa aastaaja üle vahetult maapinna lähedal asuvate pungade najal, aga taime maapealne osa närbub ja kasvab hiljem uuesti. Lisaks seemnetega levimisele paljuneb südame-emajuur ka vegetatiivselt. See tähendab, et isegi suure seemnevaru kaotuse puhul (nt STS-i röövikute mõjul) suudavad taimed vegetatiivseks paljunemiseks sobivas elupaigas hakkama saada (Árnyas *et al.*, 2006). Eestis on tegemist paiguti esineva liigiga, mis on levinud peamiselt Lääne- ja Põhja-Eestis (joonis 2) ning millele on antud Eesti Punases Raamatus (2008) staatus „ohulähedane“ (Internet 2).



Joonis 2. Südame-emajuure levik Eestis (Kukk & Kull, 2005). Musta täpiga on tähistatud liigi leiukohad aastatel 1971-2005; seest tühja ringiga andmed aastatest 1921- 1970; kolmnurgaga levikuandmed enne 1921. aastat.

1.2.3. Soo-tähniksiniitiiva eelistused munemispaiiga valikul

Valmikute lennuajal juunis-juulis munevad emased STS-id ligikaudu 100-150 silmatorkavalt valget muna (Hochberg *et al.*, 1992; Meyer-Hozak, 2000) tavaliselt südame-emajuure (*Gentiana cruciata*) taimedele (Bereczki *et al.*, 2005; Kéry *et al.*, 2001; Pecsénye *et al.*, 2007; Sielezniew *et al.*, 2012). Esimesed kolm vastsejärku toituvad südame-emajuure õitel ning arenevatel viljadel; harva rohkem kui üks röövik õie kohta (Elmes *et al.*, 1996). STS-i röövikute suremus taimel muutub tugevalt tihedusest sõltuvaks alles siis, kui taimel on ühe õie kohta rohkem kui 0,75 muna (Hochberg *et al.*, 1994).

STS-i munemiskoha valikuid käsitlevad empiirilised uuringud on leidnud, et südame-emajuurele munev ökotüüp eelistab lopsakaid toidutaimi, milleni on lihtne jõuda (Meyer-Hozak, 2000). Rohkem mune võib leida kõrgematelt ning avatud kasvukohtades kasvavatelt taimedelt (Árnyas *et al.*, 2006, 2009; Dolek *et al.*, 1998; Kéry *et al.*, 2001), samuti taimedelt, millel on rohkem võrseid (Árnyas *et al.*, 2006; Oškinis, 2013). On näidatud, et liblikate jaoks on toidutaimede valikul suur roll visuaalsel otsimisel (Porter, 1992), mistõttu atraktiivsusel on suur tähtsus ja ülekasvanud taimi ei pruugita lihtsalt märgata. Samuti on ümbritsevast taimestikust kõrgemad taimed ja võrsed vähem varjus ning pakuvad paremaid mikroklimaatilisi tingimusi munade ja röövikute kiiremaks arenguks (Küer & Fartmann, 2005). Madala toidutaimede tiheduse korral ei ole taime kõrguse efekt nii suur (Czekes *et al.*, 2014).

Toidutaimede atraktiivsust mõjutab ka õite olemasolu ja rohkus (Árnyas *et al.*, 2006, 2009; Dolek *et al.*, 1998; Oškinis, 2013; Thomas & Elmes, 2001). STS-i röövikud toituvad toidutaimede seemnetest (Pecsénye *et al.*, 2007; Sielezniew *et al.*, 2012) ja seega on õite olemasolu taimel otseselt seotud rööviku arenguks vajalike ressurssidega. Kuigi on näidatud, et südame-emajuurel on õite arv võrsel positiivselt seotud võrse pikkusega (Árnyas *et al.*, 2006; Meyer-Hozak, 2000), siis mõnel juhul on leitud, et liblikad eelistavad õitega taimi isegi juhul, kui viimased ei paista taimestikust märkimisväärselt välja. Seda on kinnitanud vaatlused, et sobivat munemiskohta otsivad STS-id teevad taime kvaliteedi kindlaks lühikese vahemaa pealt või alles peale toidutaimedega kokkupuudet (Árnyas *et al.*, 2006).

Oluline ei ole mitte ainult õite olemasolu ja rohkus, vaid võrse spetsiifiline fenoloogiline arengujärk. Thomas & Elmes (2001) näitasid oma töös, et tähniksiniitiiva liikidel on väga kitsas munemisnišš. STS-i kserofiilne vorm eelistab noorte õiepungadega taimi: selliseid, millel kõik pungad on alles kinni või millel on avatud vähem kui 10% õitest. Samas on leitud,

et kuna südame-emajuure õitsemise periood on kaks korda pikem kui STS-i lennuaeg, siis emased STS-id, eriti hilisemad lendajad, munevad ka juba lahtistele pungadele (Árnyas *et al.*, 2009).

Südame-emajuure sobivust munemissubstraadina võivad mõjutada ka lehetäid, kahjustused või liigikaaslaste munad taimel. On leitud, et STS-id eelistavad võrseid, mis ei ole lehetäidega asustatud, seda isegi juhul, kui lehetäidega võrsed on muude parameetrite poolest sobivad (Árnyas *et al.*, 2009). Samuti välditakse munemist kariloomade või teiste herbivooride poolt kahjustatud taimedele (Árnyas *et al.*, 2006). Lisaks on näidatud, et röövikute kohasust mõjutab ka liigisisene konkurents toidutaimel (Hochberg *et al.*, 1992, 1994), millest lähtuvalt on välja pakutud, et emane STS suudavad hinnata juba munetud munade hulka taimel ning sellest sõltuvalt vastu võtta munemisotsuse (van Dyck *et al.*, 2000).

Oluliste STS-i munade olemasolu ennustavate teguritena on taimeparameetrite kõrval välja toodud ka toidutaimede tihedus elupaigalaigus ning taimede paiknemine üksteise suhtes. Mõõtes alal südame-emajuure keskmist tihedust, saab ennustada STS-i munade arvukust alal (Clarke *et al.*, 1998; Hochberg *et al.*, 1994). On leitud, et suuremad toidutaimede populatsioonid toetavad suuremaid STS-i populatsioone ning suuremates südame-emajuure populatsioonides on ka rohkem õisi taime kohta, mis võibki olla üheks liblika suurema arvukuse eelduseks alal (Kéry *et al.*, 2001). Mõnes töös on näidatud, et STS eelistab muneda teistest toidutaimedest kaugemal kasvavatele taimedele (Czekes *et al.*, 2014; Meyer-Hozak, 2000). See võib tuleneda asjaolust, et südame-emajuure tihedus ja peremeessipelgate tihedus on negatiivses korrelatsioonis, mistõttu eraldiseisvate taimede juures võivad asetseda suuremad rautsikukolooniad ja seega on suurem tõenäosus, et röövik adopteeritakse (Clarke *et al.*, 1998).

Lisaks toidutaimede tihedusele võib liblika munemispaiaga valikut mõjutada elupaigalaigu taimestiku üldine struktuur, sh varise rohkus ning taimkatteta pinnase osakaal (Dover *et al.*, 2009). Taimestik (või selle puudumine) võib STS-i munemist mõjutada kaudselt: aladel, kus on rohkem paljast maapinda on röövikul suurem tõenäosus saada peremeessipelga poolt adopteeritud. Seda eeskätt seetõttu, et üks STS-i peremeessipelgatest, häilurrautsik (*Myrmica schencki*), on üks termofiilsemaid rautsikuliike ning eelistab kiirest soojenevat paljanduvat pinnast (Elmes *et al.*, 1998).

STS-i munemispäiga valikut taimeosade tasandil uurides on leitud, et kserofiilse ökotüübi emased munevad eelistatult lehtedele taime ülaosas ning vaid marginaalne osa munadest asetatakse taime muudele organitele (varrele, tupp- või kroonlehtedele; Árnýas *et al.*, 2006; Czekeš *et al.*, 2014; Oškinis, 2013). Samas on näidatud, et suurem osa lehtedele munetud munadest on asetatud lehe alumisele osale, küllaltki õiepungade lähedale (Czekeš *et al.*, 2014). Südame-emajuure lehtedele munedes paigutab emane munad peamiselt lehtede ülemisele küljele (Árnýas *et al.*, 2006; Oškinis, 2013). Tõenäoliselt on lehtede eelistamine õitele tingitud asjaolust, et õied pakuvad väiksemat munemispinda. Samas, kui võtta arvesse taimeorganite pindala ja munetud munade suhe, siis on õied ikkagi kõige atraktiivsem substraat munemiseks (Árnýas *et al.*, 2006). Olenemata munemiseks valitud taimeorganist, eelistavad STS-id muneda toiduaine kõige ülemisele männasele (Árnýas *et al.*, 2006; Oškinis, 2013).

Mõned uurijad on väitnud, et üheks oluliseks munemiskoha valikut mõjutavaks teguriks STS-il on ka peremeessipelgate pesade kaugus toidutaimest ning leidnud sellele kaudseid tõendeid (Van Dyck *et al.*, 2000). Samas teised uurijad ei ole leidnud seost munade arvu ning sipelgapesade esinemise vahel (Thomas & Elmes 1998, 2001). Praeguse ajahetkel ollakse siiski pigem seisukohal, et STS-il sipelgaseoselist munemisstrateegiat ei esine. Tõenäoliselt ei suuda STS rautsikute olemasolu tuvastada või kui suudabki, siis ei erista ta potentsiaalseid peremeesliike teistest (Fürst & Nash 2010).

2. Metoodika

2.1. Uurimisala

Käesolevas töös uuriti soo-tähniksiniitiiva munemispaiiga valikut liigi levila põhjapiiril. Välitööd teostati Põhja-Eestis, Lääne-Viru maakonnas, Tapa vallas (joonis 1). Piirkonna maastik koosneb intensiivselt majandatavast põllumaast, mis vaheldub metsamaaga. Lubjarikkad rohumaad ning metsatukad moodustavad väikestest eraldatud laigukestest koosneva võrgustiku, luues potentsiaalse metapopulatsiooni süsteemi STS populatsioonide jaoks (Hanski, 1999).

Uurimisala oli 3,2 ha suurune poollooduslik rohumaad, kus 2012. aastal avastati STS-i populatsioon. Ala on valdavalt piiratud metsa- ja põllumaaga, läänepoolsest küljest elumumaaga ning seda läbib vana mootorsõiduki rada. Südame-emajuure populatsioon alal on küllaltki väike (ca 400 taime). Käesoleval hetkel rohumaad ei majandata ning seda ohustab kinnikasvamine.

2.2. Munade loendus ning keskkonnaparametrite kirjeldus

Välitööd viidi läbi 2014. aasta augusti teises pooles peale liblika lennuperioodi lõppu. Iga taime puhul dokumenteeriti võrsete arv. Samuti tähendati üles selle kaugus lähimast järgmisest toidutaimest, et võrrelda, millised on eelistused munemispaiigavalikul üksikult ja rohkem koos kasvavate toidutaimede vahel. Taimede pealt otsiti sipelgaid ning lehetäisi, et kindlaks teha bioloogiliste interaktsioonide võimalik mõju. Tuvastamaks potentsiaalsete peremeessipelgate kohalolu, otsiti rautsikuid kahe meetri raadiuses toidutaimest, mis on nende keskmiseks korjeraadiuseks (Elmes & Thomas, 1992; Thomas *et al.*, 1997). Lisaks mõõdeti ümbritseva taimestiku kõrgus, et teada saada kas ja mil määral toidutaimed ümbritsevast taimestikust välja paistavad. Selleks teostati iga taime ümber neli mõõtmist ning analüüsides kasutati nende keskmisi. Taimestiku kõrguse määramisel kasutati „otsest meetodit” (Stewart *et al.*, 2001), mille alusel fikseeritakse taimestiku kõrgus punktis kuhu ulatub umbes 80% taimedest (so ignoreeritakse juhuslikke kõrgemaid kõrsi).

Iga võrse puhul mõõdeti selle kõrgus (poole sentimeetri täpsusega) ja dokumenteeriti männaste arv, õite arv igas männases ning võrse fenoloogiline ehk arenguline järk I-IV (I – õied võrsel kinni, II – just õitsenud või lahtiste õitega ja õitsev, III – võrse õitsenud, hakkab vaikselt kuivama, IV – võrse sisuliselt kuivanud/hävinud). Kõikidel taimevõrsetel dokumenteeriti STS-i munakestade (edaspidi munade) olemasolu ja hulk. Iga muna puhul

mõõdeti selle kõrgus maapinnast (poole sentimeetri täpsusega); kaugus taime varrest (millimeetri täpsusega); männas ning taimeorgan, millel muna asus (leht, õis, vars). Muna puhul, mis asus taime lehel täheldati üles ka selle paiknemine lehe üla- või alaküljel, keskel või ääres. Õitel paiknevate munade puhul täpsustati nende paiknemine tupp- ja kroonlehtede tasemel.

2.3. Andmeanalüüs

Kuna munade arv taimedel ja võrsetel hälbis tugevasti Poissoni jaotusest, siis kasutati munemispäiga eelistuste uurimisel binaarse muutujana munade olemasolu. STS-i munade olemasolu/puudumist taime ja võrse tasemel analüüsiti logistilise regressiooni abil. Sõltumatute muutujatena kaasati taime tasemel analüüsi taime väljapaistvus (ümbritsevast taimestikust kõrgem/madalam; taime kõrgus leiti võrsete keskmisena), võrsete arv, õite olemasolu, kaugus lähima südame-emajuureni ja rautsikute olemasolu. Kovariaadina kaasati analüüsi kuupäev, et võtta arvesse välitööde perioodi võimalikke ilmastiku jm mõjusid. Lisaks kasutati muutujat „taime väljapaistvus“, mis tuletati tunnustest südame-emajuure keskmine kõrgus ning ümbritseva taimestiku keskmine kõrgus. Võrse tasemel kaasati sõltumatute muutujatena analüüsi võrse väljapaistvus (võrse ümbritsevast taimestikust kõrgem/madalam), paiknemine taimeindiviidi keskel/ääres, võrse fenoloogiline järk, kaugus lähima südame-emajuureni, õite olemasolu, kahjustuste ning lehetäide esinemine. Samuti kasutati muutujat „võrse väljapaistvus“, mis tuletati tunnustest võrse keskmine kõrgus ning ümbritseva taimestiku keskmine kõrgus.

Ruumilise autokorrelatsiooni tuvastamiseks kontrolliti parimaid mudeleid visuaalselt. Kuna silmanähtavad mustrid parimate mudelite jääkides puudusid, kasutati mitteruumilisi mudeleid. Mudelite valikul kasutati informatsiooniteoreetilist lähenemist. Kandidaat-mudelid reastati kasutades väikesele valimi suurusele kohandatud Akaike informatsioonikriteeriumit (AIC_C ; Akaike, 1971). Iga konkreetse mudeli puhul leiti selle AIC_C väärtuse erinevus võrreldes parima mudeli AIC_C väärtusega (viimane võrdub nulliga). Mudeleid, mille $\Delta AIC_C \leq 2$, võeti arvesse kui parima mudeli lähedased mudelid (Burnham & Andersson, 2002). ΔAIC_C väärtuseid kasutati mudelite Akaike kaalude arvutamiseks.

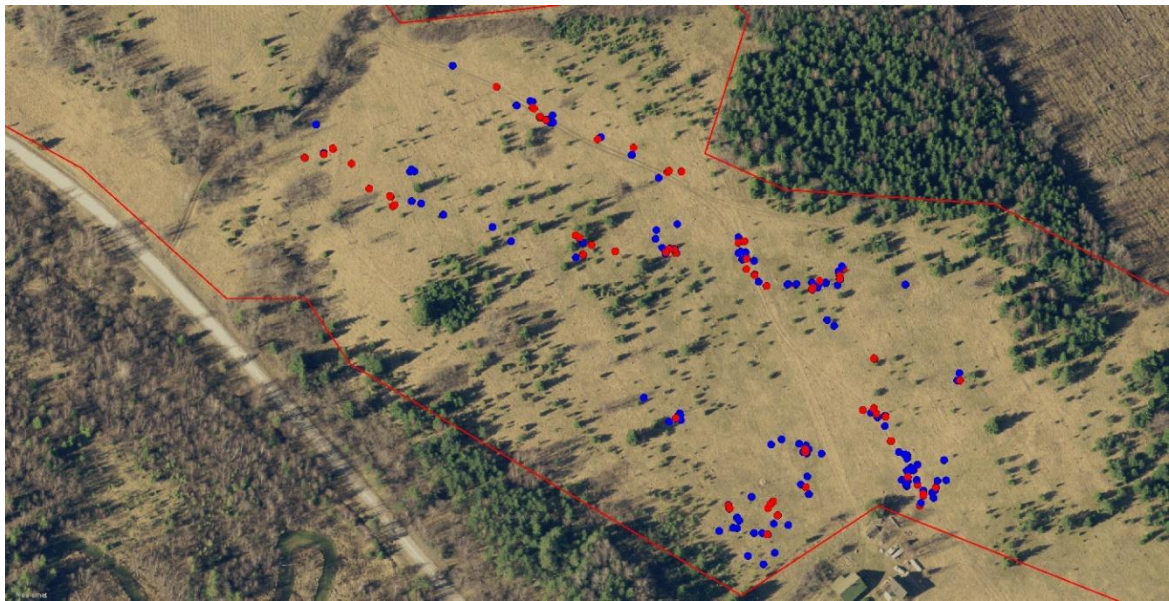
Sõltumatute muutujate suhtelise olulisuse välja selgitamiseks viidi läbi mudelite keskmistamine, kasutades kõigi mudelite kõikvõimalike muutujate kombinatsioone (taime tasemel 64 mudelit, võrse tasemel 256 mudelit). Seejärel liideti kokku kõikide muutujat sisaldavate mudelite Akaike kaalud. Mida suurem on saadud muutujat iseloomustav summa, seda olulisemaks peetakse muutujat võrreldes teiste muutujatega (Burnham & Andersson, 2002).

Analüüsid viidi läbi programmidega Statistica 7 ja R (versioon 3.0.2; R Development Core Team, 2014). Kasutati programmi R pakette *lme4* (Poissoni segamudelid; Bates *et al.*, 2014) ja *MuMIn* (mudelite valik ja keskmistamine; Barton, 2013).

3. Tulemused

3.1. Munade paigutamine taime tasemel

Mune otsiti kokku 295 südame-emajuure taimelt. Kokku dokumenteeriti 2733 STS muna 192 taimel (65% kõikidest taimedest; joonis 3). Arvestades ainult munadega taimi, loendati keskmiselt loendati 14,2 muna taime kohta. Maksimaalselt dokumenteeriti ühel taimel 123 muna. Logistilise regressiooni tulemusel ennustasid STS munade esinemist taimel statistiliselt oluliselt kolm muutujat (tabel 1): taime väljapaistvus, õite olemasolu ja kuupäev.



Joonis 3. Südame-emajuure taimed uurimisalal. Sinisega on tähistatud munadega, punasega ilma munadeta taimed.

Tabel 1. Logistilise regressiooni tulemused hindamaks, millised mõõdetud parameetrid ennustavad munade olemasolu taimel.

	Hinnang	Standardviga	Z-statistik	p-väärtus
Võrsete arv taimel	0,15	0,11	1,35	0,18
Õite olemasolu taimel	1,28	0,41	3,09	0,002 **
Lähim südame-emajuur	0,50	0,59	0,84	0,40
Rautsikute olemasolu toidutaimel läheduses	0,03	0,32	0,09	0,93
Kuupäev	-0,04	0,02	-2,05	0,04 *
Taime väljapaistvus	-3,48	0,76	-4,57	<0,001 ***

Ükski munade olemasolu taimel ennustanud mudel ei saanud ülekaalukat toetust (tabel 2). Mudel, mis sisaldas toidutaime väljapaistvust, kuupäeva, õite olemasolu taimel ning võrsete arvu pälvis suurima toetuse. Samas veel kolm mudelit saavutasid sarnase toetuse ($\Delta AIC_c \leq 2$; tabel 2). Koguni 16 paremat mudelit sisaldasid taime väljapaistvust, õite olemasolu ning kuupäeva. Mudelite keskmistamise põhjal on taime väljapaistvus ning õite olemasolu väga selgelt kõige suurema seletavusega muutujad (tabel 3). Munade olemasolu tõenäosus oli suurem väljapaistvamatel ehk üldiselt kõrgematel ning samas ka ümbritsevast taimestikust kõrgematel taimedel ja taimedel, millel olid õied. Hilisematel kuupäevadel dokumenteeritud taimedel oli munade esinemise tõenäosus väiksem.

Tabel 2. Parimad mudelid, mis ennustasid soo-tähniksinitiiva munade olemasolu tõenäosust toidutaimele. Mudelid on reastatud Akaike informatsioonikriteeriumi alusel.

Mudel	Taime väljapaistvus	Kuupäev	Õite olemasolu taimel	Kaugus lähimast emajuurest	Rautsikute olemasolu	Võrsete arv taimel	AIC _c	ΔAIC_c	Akaike kaalud
1	+	+	+	-	-	+	309,6	0,00	0,214
2	+	+	+	-	-	-	310,0	0,42	0,173
3	+	+	+	+	-	+	311,0	1,34	0,109
4	+	+	+	+	-	-	311,0	1,34	0,109

Tabel 3. Mudeli keskmistamisel saadud soo-tähniksinitiiva munade olemasolu taimel ennustavate faktorite suhteline olulisus.

Tegur	Suhteline osatähtsus
Taime väljapaistvus	1,00
Õite olemasolu taimel	0,99
Kuupäev	0,83
Võrsete arv taimel	0,57
Lähim südame-emajuur	0,38
Rautsikute olemasolu toidutaime läheduses	0,26

3.2. Munade paigutamine võrse tasemel

Kokku kirjeldati 914 võrset, millest munad olid 406 (44% kõikidest võrsetest). Arvestades ainult munadega võrseid, dokumenteeriti keskmiselt 6,7 muna võrsel. Maksimaliselt leiti ühelt võrselt 51 muna. Logistilise regressiooni tulemusel ennustasid STS munade esinemist võrsel statistiliselt oluliselt mitmed tegurid: võrse fenoloogiline järk, võrse paiknemine keskel/ääres, võrse väljapaistvus, õite olemasolu, rautsikute olemasolu toidutaime läheduses ning kahjustused ja lehetäid võrsel (tabel 4).

Tabel 4. Logistilise regressiooni tulemused hindamaks, millised mõõdetud parameetrid ennustavad munade olemasolu võrsel.

	Hinnang	Standardviga	Z-statistik	p-väärtus
Rautsikute olemasolu toidutaime läheduses	0,42	0,17	2,46	0,014 *
Võrse fenoloogiline järk	-0,84	0,16	-5,12	<0,001 ***
Võrse paiknemine (keskel-ääres)	-0,94	0,22	-4,26	<0,001 ***
Lähim südame-emajuur	0,03	0,06	0,47	0,64
Võrse väljapaistvus	-3,51	0,73	-4,81	<0,001 ***
Õite olemasolu võrsel	1,74	0,20	8,65	<0,001 ***
Kahjustused võrsel	-2,62	0,45	-5,77	<0,001 ***
Lehetäide olemasolu võrsel	-1,03	0,33	-3,13	0,002 **

Kaks munade olemasolu võrsel ennustanud mudelit said ülekaalukalt rohkem toetust (tabel 5). Mudelite keskmistamise tulemusena saadud muutujate suhteline tähtsus näitab, et kõige suurema seletavusega muutujad on õite esinemine võrsel, võrse väljapaistvus, rautsikute esinemine toidutaime läheduses, võrse paiknemine (keskel/ääres), lehetäide olemasolu ning kahjustused võrsel (tabel 6). Munade olemasolu tõenäosus oli suurem võrsetel, mis olid väljapaistvad ehk üldiselt kõrgemad ning samas ka ümbritsevast taimestikust kõrgemad; õitega võrsetel, mis olid seejuures nooremas fenoloogilises järgus ehk ilma vananemise tunnusteta; võrsetel, mis paiknesid taime keskel ning mille puhul leiti taime lähedusest rautsikuid ja võrsetel, millel puudusid kahjustused ning lehetäid.

Tabel 5. Parimad mudelid, mis ennustasid soo-tähniksiniitiiva munade olemasolu tõenäosust võrsel. Mudelid on reastatud Akaike informatsioonikriteeriumi alusel.

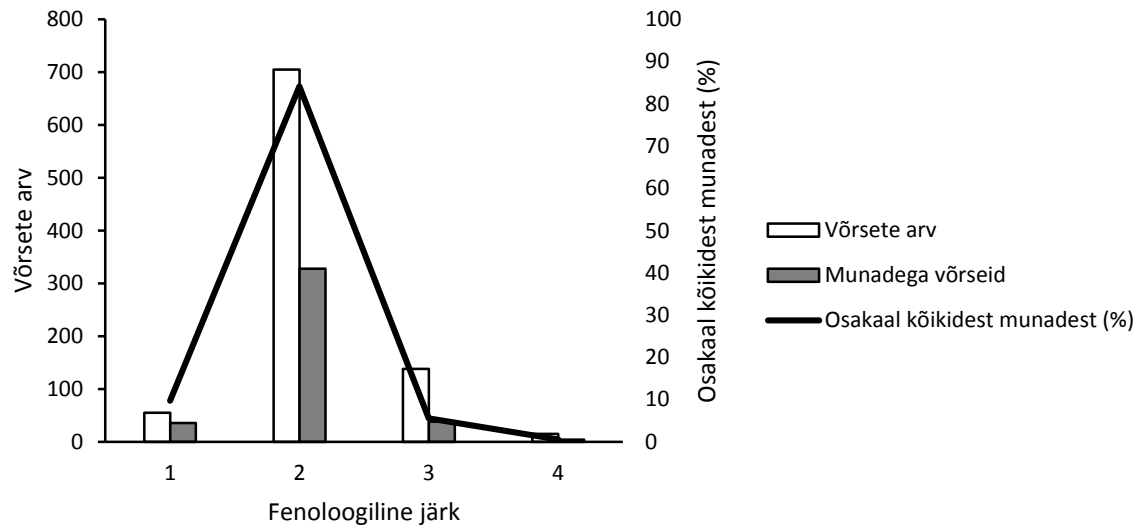
Mudel	Võrse fenoloogiline järk	Kahjustused võrsel	Lehetäid võrsel	Lähim südame- emajuur	Võrse paiknemine (keskel/ääres)	Rautsikute olemasolu	Võrse väljapaistvus	Õied võrsel	AIC _c	ΔAIC _c	Akaike kaalud
1	+	+	+	-	+	+	+	+	979,9	0,00	0,621
2	+	+	+	+	+	+	+	+	981,7	1,82	0,250

Tabel 6. Üksiktunnuste suhteline osatähtsus munade võrsel esinemise ennustamisel (põhineb mudeli keskmistamisel).

Tegur	Osatähtsus
Õite olemasolu võrsel	1,00
Võrse väljapaistvus	1,00
Kahjustused võrsel	1,00
Võrse fenoloogiline järk	1,00
Võrse paiknemine	1,00
Lehetäide olemasolu võrsel	0,98
Rautsikute olemasolu toidutaime läheduses	0,89
Lähim südame-emajuur	0,29

3.3. Munade paigutamine võrse piires

Munad asetsesid võrsel vahemikus 6 kuni 38 cm (keskmiselt 25,2 cm) kõrgusel maapinnast. Kõik munad (v.a kaks) olid asetatud kõrgemale kui 60% võrse kõrgusest; keskmine suhteline munade asukoht võrsel oli 92,8% võrse kõrgusest. 84,2% kõikidest munadest leiti teist fenoloogilist järku võrsetelt ehk võrsetelt, mis olid lahtiste õitega ja õitsevad või just õitsenud (Joonis 4. Võrsete fenoloogiline järk ja munad erinevat fenoloogilist järku võrsetel. Teist fenoloogilist järku võrseid dokumenteeriti ka kõige rohkem (77,2% kõikidest võrsetest).



Joonis 4. Võrsete fenoloogiline järk ja munad erinevat fenoloogilist järku võrsetel.

Munade paiknemine taime erinevatel osadel ei olnud juhuslik (tabel 7; $X^2 = 1890,1$; $df = 2$; $p < 0,001$). Enim mune oli munetud toidutaime lehtedele (68,72%), kolmandik (30,15%) õitele ning ainult väike osa varrele (1,1%). Kõige rohkem mune leiti esimeselt ehk tipmiselt männaselt (50,82%). Lehtedele munetud munadest oluliselt rohkem munasid lehe ülaküljel ($X^2 = 654,3$; $df = 1$; $p < 0,001$) ning lehe keskel ($X^2 = 124,2$; $df = 1$; $p < 0,001$). Õiele munenud emased eelistasid tupplehti kroonlehtedele ($X^2 = 110,1$; $df = 1$; $p < 0,001$).

Tabel 7. Munade paiknemine võrseosadel.

Asukoht	Männas 1	Männas 2	Männas 3	Männas 4	Männas 5	Männas 6	Kokku
Leht	841	589	345	88	13	2	1878
	30,8%	21,6%	12,6%	3,22%	0,48%	0,07%	68,72%
- ülakülg	565	509	311	81	13	2	1481
	20,7%	18,6%	11,4%	3,0%	0,5%	0,1%	54,2%
- alakülg	270	70	30	7	0	0	377
	9,9%	2,6%	1,1%	0,3%	0,0%	0,0%	13,8%
Õis	547	164	89	23	1	0	824
	20,0%	6,0%	3,3%	0,8%	<0,1%	0,0%	30,2%
- tuppleht	407	98	45	11	0	0	561
	14,9%	3,6%	1,7%	0,4%	0,0%	0,0%	20,5%
- kroonleht	139	66	43	12	1	0	261
	5,1%	2,4%	1,6%	0,4%	<0,1%	0,0%	9,6%
Vars	1	2	12	7	7	1	31
	<0,1%	0,1%	0,5%	0,3%	0,3%	<0,1%	1,1%
Kokku	1389	755	447	118	21	3	2733
	50,8%	27,6%	16,4%	4,3%	0,8%	0,1%	

4. Arutelu

4.1. Soo-tähniksinitiiva munemispaiga eelistused Eestis

Soo-tähniksinitiiva munade esinemise tõenäosus oli liigi leviku põhjapiiril taime tasemel suurem väljapaistvamatel ehk kõrgematel ning samas ka ümbritsevast taimestikust kõrgema kasvuga ning õitega taimedel (tabel 1). Võrse tasemel esinesid munad tõenäolisemalt samuti väljapaistvamatel ning õitega võrsetel, lisaks võrsetel, mis olid nooremas fenoloogilises järgus ehk ilma vananemise tunnusteta, paiknesid taimeindiviidi keskel, millel puudusid kahjustused ja lehetäid ning võrsetelt, mis kasvasid taimedel, mille läheduses tuvastati rautsikute kohalolu (tabel 4). Munad olid eelistatult munetud kõrgematele männastele ning lehtede ülaküljele (tabel 7).

Toidutaimede väljapaistvus ehk ümbritsevast taimestikust kõrgem olemine ning õite olemasolu ennustasid üksiktunnustest kõige paremini STS-i munade esinemistõenäosust taimel. See on kooskõlas varasemate uurimustega (Czekes *et al.*, 2014; Dolek *et al.*, 1998; Meyer-Hozak, 2000; Oškinis, 2013). Ümbritsevast taimestikust välja paistvaid taimi on liblikal lihtne märgata ning need on munemiseks ligipääsetavamad. Ümbritsevast taimestikust kõrgemad taimed ja võrsed on ka vähem varjutatud ning pakuvad paremaid mikrokliimaatilisi tingimusi munade ning röövikute kiiremaks arenguks (Küer & Fartmann, 2005). Samuti võib suhtelist munemiskõrgust võrsel seostada suurema õite arvuga kõrgemates männastes. Lisaks on välja pakutud, et munade paigutamine võrsete kõrgematele osadele võib tuleneda suuremast lämmastiku-sisaldusest kõrgematel taimeosadel (Agerbirk *et al.*, 2010). Autori hinnangul võivad STS-i emased madalamatele taimedele munemist vältida ka põhjusel, et madalamatel taimedel võib olla suurem kisklusrisk, näiteks on niitmata rohumaadel taimestiku sees palju võrke kuduvaid ämblikke.

Teist fenoloogilist järku ehk alles õitsema hakanud või juba õitsevate (kuid vananemisilminguteta) võrsete eelistamist kinnitanud tulemused on võrreldavad Thomas ja Elmes (2001) uurimusega, kus leiti, et STS kserofiilne ökotüüp eelistab munemisel võrseid, millel olevad õied on alles kinni või selliseid, kus on vähem kui 10% õitest avanenud. Kuna käesolevas töös dokumenteeriti munade paiknemine peale lennuaja lõppu munakestade alusel, siis võib eeldada, et välitööde ajal teise fenoloogilisse järku kategoriseeritud võrsed olid STS munemisperioodil alles kinniste või vähesel määral avatud õitega.

Võrse taimesisest paiknemise olulisust munade olemasolu ennustava tegurina ei ole varasemates uurimustes käsitletud. Käesolevas töös leiti, et taimeindiviidi keskel paiknevatel võrsetel oli munade esinemise tõenäosus kõrgem ning kesksetele võrsetele oli munetud munasid keskmiselt ühe võrse kohta rohkem kui äärmistele. Autori hinnangul võib see tuleneda sellest, et keskmised võrsed oli äärmistest võrsetest kõrgemad ning nende hulgas oli rohkem õitega võrseid kui äärmistel võrsetel. See teeb keskmistest võrsetest atraktiivse munemispaiaga STS-ile, kes eelistab kõrgemaid ning õitega võrseid.

Kahjustuste, näiteks suur-rohusööjate söömisjälgede, ning lehetäide esinemine võrsel olid negatiivses seoses munade esinemisega võrsel. Ka varasemates uurimustes on täheldatud, et STS emased eelistavad muneda vigastamata ning lehetäideta võrsetele (Árnyas *et al.*, 2006, 2009). Autori hinnangul võib kahjustatud võrsete vältimine olla seotud sellega, et herbivoori poolt söödud taimed on tõenäolisemalt madalamad ning ilma õiteta või vähesemate õitega, mis vähendab antud võrsete väljapaistvust. Samuti võib vähene munade arv kahjustatud taimedel tuleneda sellest, et herbivoorid on need koos taimeosadega ära söönud. Lehetäide esinemine võrsel võib autori arvamusel olla märguandeks liblikale, et võrsel võivad suurema tõenäosusega esineda mitte-peremeessipelgaid, kes võivad liblika röövikuid mõjutada läbi kiskluse. Ühes varasemas töös on näiteks leitud, et lehetäide esinemine võrsel on positiivses korrelatsioonis murelaste (prk *Lasius*) esinemisega võrsel (Árnyas *et al.*, 2009).

Kuna tähniksinitiibade puhul on tegemist obligatoorsete mürmekofiilidega, võiks eeldada, et emased liblikad suudavad munemispaiaga valikul tuvastada peremeessipelgate kohalolu ning vastavalt sellele otsuseid vastu võtta. Käesolevas töös leiti, et rautsikute esinemine toidutaimel lähedal on tõepoolest üheks oluliseks munade taimel esinemise ennustajaks. Varasemates töödes ollakse üldjuhul arvamusel, et STS rautsikute olemasolu tõenäoliselt tuvastada ei suuda (Fürst & Nash, 2010; Thomas & Elmes, 1998, 2001). Seda, kas isendid uuritavas STS-i populatsioonis on tõepoolest võimelised valima taimi, mille ümbruses esineb peremeessipelgaid või on tegemist mittepõhjusliku seosega, vajab juba detailsemaid uuringuid.

Nii südame-emajuurel kui ka sinisel emajuurel toituva STS-i ökotüübi röövikud kasutavad toiduks õiepungasid (Árnyas *et al.*, 2006; Stankiewicz *et al.*, 2005). Käesolevas töös leiti, et STS-id munesid eelistatult toidutaimel lehtedele. See on vastavuses mitmete varasemate uuringutega, kus on näidatud, et sinisele emajuurele munevad liblikad eelistavad munemiseks õiepungasid, kuid kserofiilse ökotüübi emased munevad hoopis eelistatult

toidutaimede lehtedele (Árnyas *et al.*, 2006; Czekes *et al.*, 2014; Oškinis, 2013). Põhjuseid võib olla mitu. Czekes *et al.* (2014) pakkusid oma töös välja, et erinev eelistus taimeosade vahel tuleneb sellest, et südame-emajuure lehed on lihtsalt suurema pinnaga kui kitsad sinise emajuure lehed. Valiku põhjustajaks võib olla ka tõsiasi, et südame-emajuure generatiivsed organid ilmuvad taimede alles liblika lennuaja teises pooles ja seetõttu on taimedel rohkem võimalusi muneda teistele taimeorganitele (Árnyas *et al.*, 2006). Lisaks võib eelistus lehtedele muneda olla seotud ka lehtede nn „püsisoojasusega“, mis tuleneb sellest, et taimed suudavad keskkonna temperatuuri muutudes säilitada lehetemperatuuri teatud piires. Seeläbi on lehe pind liblika munadele stabiilseks arengukeskkonnaks, kus ei tule ette ekstreemseid temperatuurimuutuseid (Potter *et al.*, 2009).

Lehtedele munevad emased eelistasid lehe ülakülge alaküljele, mida on varasemalt näidatud nii sama liigi (Árnyas *et al.*, 2006, 2009; Oškinis, 2013) kui ka teiste liblikaliikide puhul (Gutiérrez *et al.*, 1999; Webb & Pullin, 2000). Munad, mis munetakse lehtede ülaküljele on rohkem päikesele eksponeeritud, mis võib lühendada munade arengu aega (Williams, 1981) ning vähendada nende eksponeeritust kiskjatele (Bonebrake *et al.*, 2010). Õitele munenud emased olid eelistanud tupplehti kroonlehtedele. Arvestades, et STS-i röövik väljub muna alumisest osast (Thomas *et al.*, 1991), siis on võimalik, et tupplehele munetuna on röövikul otsetee punga seemneteni, millest ta toitub. Autori arvamusest võib seletada seda samuti lennuaja ning toidutaimede õitsemisaja ainult osalise kattumisega: liblikate lennuajal on paljude taimede õied alles kinni ning paratamatult munetakse õitele munetavad munad tupplehtedele.

4.2. Populatsiooni suuruse hinnang

Lisaks STS munemispäiga eelistuste väljaselgitamisele anti dokumenteeritud munade hulga põhjal hinnang kohaliku populatsiooni suurusele. Kui eeldada, et üks emane STS muneb ligikaudu 100-150 muna (Hochberg *et al.*, 1992; Meyer-Hozak, 2000), et sugude suhe populatsioonis on 1:1 (Meyer-Hozak, 2000) ja et uuritud südame-emajuure taimed moodustavad umbes kolm neljandikku kogu toidutaimede populatsioonist uuringualal, saab STS-i populatsiooni suuruseks uuringualal hinnata umbes 50 kuni 70 isendit. Populatsiooni väiksust kinnitab ka tõsiasi, et varasemates töodes on leitud STS-i populatsioone uurides toidutaimelt keskmiselt 10,5 (Thomas & Elmes 2001), 13,3 (Peregovits *et al.*, 2001) ning 10,1 muna võrselt (Árnyas *et al.*, 2006), kuid käesolevas töös uuritud populatsioonis leiti keskmiselt 6,7 muna võrselt. Populatsiooni suurus on liigi kaitseprioriteetide määramisel

väga oluline, eriti juhul, kui populatsioone on vähe ja need on üksteisest eraldatud nagu on STS-i puhul Eestis – väikestes populatsioonides on demograafilise stohhastilisuse ning geenitriivi tõttu suurem väljasuremisrisk (Harmon & Braude, 2010).

4.3. Liigi seisund ja kaitse Eestis

Tähniksinitiibade kaitse on olnud raskendatud puudulike teadmiste tõttu liikide ökoloogiast ja populatsioonidünaamikast (Thomas *et al.*, 1989) ning nende populatsioonide säilitamine on tihti ebaõnnestunud (Hochberg *et al.*, 1992). Selleks, et tagada STS-i populatsioonide püsijäämine, vajavad nii riik kui ka eramaade omanikud liigikaitselist koolitust, suunamist ja juhiseid. Eestis teadaolevate STS-i populatsioonide (joonis 1) arvukuse ning ökoloogiliste eripärade kohta seni andmed puudusid, kuid antud töös saadud tulemustele tuginedes on võimalik välja pakkuda esmased soovitusel STS-i elupaiga majandamiseks.

STS-i elupaiga majandamisel tuleks arvesse võtta, et liigi populatsioonide elujõulisuse määrab suuresti toidutaimede ja peremeessipelgate koosseksisteerimise ulatus (Clarke *et al.*, 1997, 1998; Hochberg *et al.*, 1994). Samuti peab arvestama, et munemispäiga valikul on oluline taimede väljapaistvus ja kvaliteet, nagu leiti käesolevas uurimuses. Lääne-Virumaal uuritud STS-i elupaigas on võrdlemisi suur peremeessipelgate tihedus (M. Vilbas, avaldamata andmed), kuid suhteliselt madal südame-emajuure tihedus (veidi üle 100 taimet hektaril). Toidutaimede ning rautsikukolooniate suurema kattuvuse saavutamiseks on vajalik STS-i elupaiga munemisvõimaluste laiendamine ehk südame-emajuure populatsiooni suurendamine. Arvestades, et uurimise all olevas elupaigas oli munetud ainult 65% taimedest, siis peaks lisaks toidutaimede tiheduse suurendamisele parandama ka toidutaimede kvaliteeti ehk väljapaistvust.

Suurendades toidutaimede tihedust on võimalik lisaks toidutaimede ning peremeessipelgate kattuvuse suurendamisele kahandada ka röövikute suremust toidutaimel. Suurem emajuure populatsioon võiks vähendada röövikutevahelist konkurentsi paaril esimesel nädalal, mil nad viibivad toidutaimel. Seejuures peab arvestama asjaoluga, et kui taimede tihedus on väiksem kui 1000 taimet hektaril, siis iga taimet lisandumine peaks suurendama STS-i arvukust, kuid liiga kõrge toidutaimede tihedus (üle 1500 südame-emajuure hektari kohta) võib põhjustada rautsikukolooniate üleekspluateerimist ning peremeessipelgate arvukuse vähenemist (Hochberg *et al.*, 1994).

Südame-emajuure tiheduse ning kvaliteedi parandamise kõrval tuleks arvestada ka nende ruumilist paiknemist. Käesolevas töös uuritud STS-i elupaigas ei kasva südame-emajuured ühtlaselt kogu alal, vaid on kohati agregeerunud, kasvades rühmiti, näiteks vanadel mootorsõidukiradadel. Uurimustes, kus on võrreldud STS-i populatsioone elupaikades, kus toidutaimed on ruumiliselt erineva paiknemisega on leitud, et hajutatud toidutaimedega alal on röövikute adopteerimisvõimalused rautsikute kolooniatesse suuremad (Habel *et al.*, 2007). Sellele tuginedes on oluline luua toidutaimede sobivaid kasvutingimusi hajutatult kogu alal.

Südame-emajuure populatsiooni suurendamiseks ja taimede paljunemiseks sobivate kasvutingimuste loomisel peab arvestama ka STS-i peremeessipelgate elupaiganõudlustega: rautsikukolooniaid leiab peamiselt juba väljakujunenud kooslustes (Habel *et al.*, 2007; Maes *et al.*, 2004), seevastu emajuurtele sobivad hästi pigem varases suktsessioonijärgus kooslused, kus on seemneliseks uuenemiseks piisavalt taimestikuvaba pinnast (Oostermeijer *et al.*, 1994). Varasemalt on erinevatest majandamispraktikatest kasutatud või välja pakutud freesimist (Mouquet *et al.*, 2005; Radchuk *et al.*, 2012; WallisDeVries, 2004), niitmist-karjatamist (Johst *et al.*, 2006; Radchuk *et al.*, 2012), emajuure seemnete külvamist (Radchuk *et al.*, 2012) ja põletamist (Arnaldo *et al.*, 2014; Mouquet *et al.*, 2005). Põletamine võib küll soodustada sobiva taimkattestruktuuri arengut ning õite rohkust (Chapman *et al.*, 1989), kuid ei sobi nii hästi rautsikutele (Mouquet *et al.*, 2005), mistõttu soovitab töö autor niitmist ja karjatamist, väikese-skaalalist freesimist ning vajadusel lisameetmena toidutaimede seemnete külvamist. Kõiki eelpool soovitatud majandamisvõtteid peaks praktiseerima septembri teisest poolest kuni mai lõpuni, enne toidutaimede õitsemist ja STS-i valmikute lennuaega ning peale röövikute adopteerimist rautsikukolooniatesse.

Käesolevas töös leiti, et STS eelistab munedat ümbritsevast taimestikust väljaulatuvatele taimedele ja võrsetele, mis tähendab, et muu taimestiku madalamal hoidmine võib aidata kaasa suurema hulga toidutaimede kasutatavusele – taimed on liblikale kergemini leitavad ja seeläbi munemiseks atraktiivsemad. Kõrge taimestik pärsib ka emajuurte seemnelist uuenemist. Nii niitmine kui ka karjatamine oleksid mõlemad küllaltki lihtsasti rakendatavad meetodid, mis võiksid aidata kaasa taimestikustruktuuri muutustele. Töö autor soovib eelistada karjatamist niitmisele, sest see looks heterogeensema elupaiga, kus leiduks sobivaid elupaiku nii toidutaimede kui ka peremeessipelgale. Lisaks soodustab karjatamine emajuure populatsiooni kasvukiirust, sest suured herbivoorid tekitavad taimkatteta pinnasega laikusid, mis sobivad emajuure seemnetele idanemiseks (Meyer-Hozak, 2000). Autor soovib karjatamist ka uurimuste põhjal, mis on leidnud, et regulaarne niitmine võib küll esile kutsuda võimsa emajuureliste õitsemise, kuid toob kaasa ka taimestiku tihenemise määrani, mis vähendab peremeessipelgate arvukust alal (Mouquet *et al.*, 2005). Optimaalse karjatamiskoormuse väljaselgitamiseks oleks vaja lisauuringuid. Karjatamist võib rakendada järjepidevalt ehk igal järjestikusel aastal, sest karjatamine loob alal sobivat heterogeensust ning elupaiga mingi osa on alati STS-ile kasutamiskõlblik.

Karjatamisvõimaluse puudumisel peaks koos niitmise ja rakendama ka väikese-skaalalist freesimist, et tekitada elupaika juurde avatud pinnasega laiike ning niitma peaks rotatsiooniliselt. Elupaiga jaotamine erinevatel aastatel niidetavateks allüksusteks looks elupaigas erinevat järku suktessioonilisi alasid, mis tagab sobiva heterogeensuse toidutaimede ning peremeessipelga koeksisteerimiseks. Pinnase freesimisel tuleb võimalikult vähe kahjustada mikrolae, et rautsitud saaksid freesitud alad kiiresti koloniseerida (Maes *et al.*, 2004). Lisaks karjatamisele ning niitmisele oleks soovituslik eemaldada ka puud ning põõsad ala piires, seeläbi suurendades elupaiga avatust ning laiendades vähesel määral elupaiga laigu suurust.

Käesoleva tööga saadi ülevaate kõikjal Euroopas ohustatud soo-tähtsusega munemispäiga valikute kohta Eesti populatsioonis, mis on liigi leviku põhjapiiril. Lisaks anti hinnang populatsiooni suurusele. Autori hinnangul vajavad veel mitmed nii looduskaitse- kui ka fundamentaalteaduslikult olulised aspektid kui ka edasist uurimist, näiteks on oluline koguda tõendeid STS-i peremeessipelgate liigilise koosseisu ja elupaiga kasutuse kohta. Samuti vajab täpsustamist liigi levik Eestis.

Kokkuvõte

Soo-tähniksinitiiva (*Phengaris alcon*) (*Lepidoptera: Lycaenidae*) munemispäiga valik liigi leviku põhjapiiril.

STS-i arvukus on peaaegu kõikjal Euroopas kahanemas. STS on monofaag ning obligatoorne mürmekofiil, mis teeb temast keskkonnamuutuste suhtes eriti tundliku liigi. Selliste liikide efektiivseks kaitseks on oluline mõista nende elupaiganõudlusi. Üheks keskseks liblikate elukäigu tunnuseks on emase munemispäiga valik, millest sõltub munade ja röövikute kohasuse ja seeläbi kogu populatsiooni võime püsida. Eestis STS-i seni uuritud ei ole, mistõttu puudub ülevaade liigi levikust, arvukusest ning ökoloogilistest eripäradest.

Käesolevas töös uuriti STS-i munemispäiga valikut liigi teadaolevalt kõige põhjapoolsemas populatsioonis, Lääne-Virumaal, Eestis. Selleks dokumenteeriti südame-emajuurtelt leitud STS-i munad ning mõõdeti erinevad toidutaimed ja ümbritseva taimestiku parameetrid. Selgus, et STS eelistas munemisel varajases fenoloogilises järgus, õitega ja ümbritsevast taimestikust kõrgema kasvuga taimi ja võrseid. Samuti muneti suurema tõenäosusega taimeisendi keskel paiknevatele, kahjustuste ning lehetäide vabadele võrsetele. Lisaks eelistati võrseid, mis paiknesid potentsiaalsete peremeessipelgate kolooniate läheduses. Kõige rohkem mune oli munetud võrse tipmisele männasele, peamiselt lehtede ülaküljele. Saadud tulemused võimaldasid hinnata ka populatsiooni suurust, milleks saadi 50-70 STS-i isendit. Lisaks leiti, et südame-emajuure populatsioon elupaigas on küllaltki väike, mis võibki olla kohaliku STS-i populatsiooni suurust piiravaks faktoriks.

Eelnevale tuginedes tuleb STS-i elupaiga majandamisel suurendada taimede väljapaistvust ja kvaliteeti. Lisaks on vajalik suurendada südame-emajuure populatsiooni ning luua sobivad tingimused taime seemneliseks uuenemiseks, et tagada suurem toidutaimed ja peremeessipelgate koosseksisteerimise ulatus. Muu taimestiku madalamal hoidmine muudab toidutaimed STS-ile kergemini leitavaks ja aitaks kaasa emajuure seemnelisele uuenemisele. Uuritud populatsiooni majandamiseks soovitab autor madala intensiivsusega karjatamist või rotatsioonilist niitmist koos väikese-skaalalise freesimisega ning puude ja põõsaste eemaldamist. Nõnda luuakse avatum ning heterogeensem elupaik, kus leidub sobivaid alasid nii toidutaimedele kui ka peremeessipelgale.

Eestis seni teadaolevad STS-i populatsioonid on väiksed ning asuvad intensiivse põllumajandusega piirkonnas, mistõttu on tegemist looduskaitsele prioriteetse liigiga. Käesoleva tööga koguti piisavalt infot STS-i munemiskäitumise kohta, mis võimaldab alustada sihtotstarbelist majandamist STS-i elupaikades ning on aluseks liigi kaitse alla võtmisel.

Summary

Oviposition preferences of *Phengaris alcon* (Lepidoptera: Lycaenidae) close to its northern distribution limit.

Phengaris alcon is in decline all over Europe. As a food plant specialist and an obligatory myrmecophile *P. alcon* is particularly sensitive to environmental changes. To successfully conserve such species it is important to understand their habitat requirements. Oviposition preference is a central life-history trait of butterflies as female's choice of oviposition site is critical for both the eggs and larvae and consequently for the sustainability of the whole population. *P. alcon* has previously not been studied in Estonia. Therefore, the knowledge about species distribution, abundance and ecology is lacking.

In this study the oviposition preferences of *P. alcon* was investigated in the northernmost population of the species' (Estonia, Lääne-Viru county). To do that, all the eggshells found on *P. alcon* food plants (*Gentiana cruciata*) were documented and various food plant and environmental parameters were measured. *P. alcon* preferred conspicuous plants and stems which were younger and bore flowers. In addition, the eggshells were more likely present on the middle stems and on the stems that were undamaged and aphid-free. Moreover, *P. alcon* preferred stems that grew in the vicinity of potential host ant nests. Most of the eggshells were found on the topmost whorls and on the adaxial surface of the leaves. The results made it possible to assess the local population size which was estimated to consist of approximately 50-70 adults. It was also ascertained that the *Gentiana cruciata* population in the habitat patch was relatively small which might be one of the factors limiting local *P. alcon* population' size.

Based on the results above, it is important to increase foodplant conspicuousness and quality while managing the habitat. It is also necessary to increase *G. cruciata* population size and create favorable conditions for seed germination. This would increase the overlap between *P. alcon* food plant and host ant colonies. Suppressing the surrounding vegetation would make food plants easier to find for the butterfly and also facilitate *G. cruciata* seed germination. The author suggests low-intensity grazing or rotational mowing along with small-scale sod cutting as a proper habitat management for the investigated population. Moreover, removal of trees and bushes is necessary. Consequently, more opened and heterogeneous habitat with suitable areas for both food plant and host ant is created.

All Estonian *P. alcon* populations are small and located in the areas of intensive farming which makes it a species of priority for conservation. The current study provides sufficient amount of information to start intended management in *P. alcon* habitats. Moreover, this study presents the source material to initiate the process of taking *P. alcon* under national protection.

Tänuavaldused

Tänan Margus Vilbast ja Tiit Tederit toetava ja sõbraliku suhtumise ning professionaalse juhendamise eest. Tänan Anu Tiitsaart ja Ants Kaasikut statistikaalase abi ning Margus Vilbast, Kertu Jaiki ja Heete Ausmeelt välitöödel osutatud abi eest. Tänan oma ema, Alli Edovaldi, ning Hermo Ausmeelt keeleliste nõuannete eest.

Kasutatud kirjandus

- Agerbirk, N., Chew, F. S., Olsen, C. E., Jørgensen, K. (2010) Leaf and Floral Parts Feeding by Orange Tip Butterfly Larvae Depends on Larval Position but Not on Glucosinolate Profile or Nitrogen Level. *Journal of Chemical Ecology*, 36, 1335–1345.
- Akaike, H. (1971) Autoregressive model fitting for control. *Annals of the Institute of Statistical Mathematics*, 23, 163–180.
- Als, T. D., Nash, D. R., Boomsma, J. J. (2001) Adoption of parasitic *Maculinea alcon* caterpillars (Lepidoptera: Lycaenidae) by three *Myrmica* ant species. *Animal Behaviour*, 62, 99–106.
- Als, T. D., Vila, R., Kandul, N. P., Nash, D. R., Yen, S.-H., Hsu, Y.-F., Mignault, A. A., Boomsma, J. J., Pierce, N. E. (2004) The evolution of alternative parasitic life histories in large blue butterflies. *Nature*, 432, 386–390.
- Arnaldo, P. S., Gonzalez, D., Oliveira, I., van Langevelde, F., Wynhoff, I. (2014) Influence of host plant phenology and oviposition date on the oviposition pattern and offspring performance of the butterfly *Phengaris alcon*. *Journal of Insect Conservation*, 18, 1115–1122.
- Arnaldo, P. S., Rodrigues, M. C., Fonseca, T. F. (2013) Europe's threatened species: The case of endangered *Phengaris* (Maculinea) butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae) In: Lucas-Borja, M. E. (ed.) *Endangered Species: Habitat, Protection and Ecological Significance*. Nova Science Pub Inc., New York (e-book), 143–153.
- Árnyas, E., Bereczki, J., Tóth, A., Pecsénye, K., Varga, Z. (2006) Egg-laying preferences of the xerophilous ecotype of *Maculinea alcon* (Lepidoptera: Lycaenidae) in the Aggtelek National Park. *European Journal of Entomology*, 103, 587–595.
- Árnyas, E., Bereczki, J., Tóth, A., Varga, K., Pecsénye, K., Tartally, A., Kövics, G., Karsa, D., Varga, Z. (2009) Oviposition preferences of *Maculinea alcon* as influenced by aphid (*Aphis gentianae*) and fungal (*Puccinia gentianae*) infestation of larval host plants. *Ecological Entomology*, 34, 90–97.
- Barton, K. (2013) Package „MuMIn“: multi-model inference. R package version 1.9.13., <<http://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>> 13.05.2015
- Bates, D., Maechler, M., Bolke, B., Walker, S., Christensen, R. H. B., Singmann, H., Dai, B. (2014) Package „lme4“: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. Package version 1.1-7. <<http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html>> 13.05.2015
- Benson, W. W., Brown, K. S., Gilbert, L. E. (1975) Coevolution of Plants and Herbivores : Passion Flower Butterflies. *Evolution*, 29, 659–680.

- Bereczki, J., Pecsénye, K., Peregovits, L., Varga, Z. (2005) Pattern of genetic differentiation in the *Maculinea alcon* species group (Lepidoptera, Lycaenidae) in Central Europe. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 43, 157–165.
- Bonebrake, T. C., Boggs, C. L., McNally, J. M., Ranganathan, J., Ehrlich, P. R. (2010) Oviposition behavior and offspring performance in herbivorous insects: Consequences of climatic and habitat heterogeneity. *Oikos*, 119, 927–934.
- Brakefield, P. M., Shreeve, T. G., Thomas, J. A. (1992) Avoidance, concealment, and defence. In: Dennis, R. L. H. (ed.) *The Ecology of Butterflies in Britain*. Oxford university press, Oxford, 93–119.
- Bridle, J. R., Buckley, J., Bodsworth, E. J., Thomas, C. D. (2014) Evolution on the move : specialization on widespread resources associated with rapid range expansion in response to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281.
- Brückmann, S. V., Krauss, J., Steffan-Dewenter, I. (2010) Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 47, 799–809.
- Burnham, K. P., Andersson, D. R. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Burnham K. P., Anderson, D. R. (eds.) Springer-Verlag, New York.
- Carleton, A., Schultz, C. B. (2013) Restoration action and species response: Oviposition habits of *Plebejus icarioides fenderi* (Lepidoptera: Lycaenidae) across a restoration chronosequence in the Willamette Valley, Oregon, USA. *Journal of Insect Conservation*, 17, 511–520.
- Cassel-Lundhagen, A., Tammaru, T., Windig, J. J., Ryrholm, N., Nylin, S. (2009) Are peripheral populations special? Congruent patterns in two butterfly species. *Ecography*, 32, 591–600.
- Chapman, S. B., Rose, R. J., Clarke, R. T. (1989) The behaviour of populations of the marsh gentian (*Gentiana pneumonanthe*): a modelling approach. *Journal of applied ecology*, 26, 1059–1072.
- Chew, F. S., Robbins, R. K. (1984) Egg-laying in butterflies. In: Vane-Wright, R. I., Ackery, P. R. (eds.) *The biology of butterflies*, Symposium of the Royal Entomological Society of London 65–79.
- Clarke, R. T., Thomas, J. a, Elmes, G. W., Wardlaw, J. C., Munguira, M. L., Hochberg, M. E. (1998) Population modelling of the spatial interactions between *Maculinea rebeli*, their initial foodplant *Gentiana cruciata* and *Myrmica* ants within a site. *Journal of Insect Conservation*, 2, 29–37.

- Clarke, R. T., Thomas, J. A., Elmes, G. W., Hochberg, M. E. (1997) The effects of spatial patterns in habitat quality on community dynamics within a site. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 264, 347–354.
- Czekes, Z., Markó, B., Nash, D. R., Ferencz, M., Lázár, B., Rákossy, L. (2014) Differences in oviposition strategies between two ecotypes of the endangered myrmecophilous butterfly *Maculinea alcon* (Lepidoptera: Lycaenidae) under unique syntopic conditions. *Insect Conservation and Diversity*, 7, 122–131.
- Cunningham, J. P., West, S. A., Zalucki, M. P. (2001) A new explanation in phytophagous insects: Host selection in adults learning. *Oikos*, 95, 537–543.
- Dennis, R. L. H. (2010) *A resource-based habitat view for conservation: butterflies in the British landscape*. Wiley-Blackwell, UK.
- Dimotsiou, O. C., Andreadis, S. S., Savopoulou-Soultani, M. (2014) Egg laying preference of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae) among primary and secondary hosts. *Applied Entomology and Zoology*, 49, 27–33.
- Dolek, M., Geyer, a, Bolz, R. (1998) Distribution of *Maculinea rebeli* and hostplant use on sites along the river Danube. *Journal of Insect Conservation*, 2, 85–95.
- Dover, J. W., Dennis, R. L. H., Atkins, L. (2009) The western jewel butterfly (*Hypochrysops halyaetus*: Lycaenidae) II: Factors affecting oviposition within native *Banksia* bushland in an urban setting. *Journal of Insect Conservation*, 13, 487–503.
- Eichel, S., Fartmann, T. (2008) Management of calcareous grasslands for Nickerl's fritillary (*Melitaea aurelia*) has to consider habitat requirements of the immature stages, isolation, and patch area. *Journal of Insect Conservation*, 12, 677–688.
- Ellis, S. (2003) Habitat quality and management for the northern brown argus butterfly *Aricia artaxerxes* (Lepidoptera: Lycaenidae) in North East England. *Biological Conservation*, 113, 285–294.
- Elmes, G. W., Clarke, R. T., Thomas, J. a, Hochberg, M. E. (1996) Empirical test of specific predictions made from a spatial model of the population dynamics of *Maculinea rebeli*, a parasitic butterfly of red and colonies. *Acta Ecologica*, 17, 61–80.
- Elmes, G. W., Thomas, J. A, Wardlaw, J. C., Hochberg, M. E., Clarke, R. T., Simcox, D. J. (1998) The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation*, 2, 67–78.
- Elmes, G. W., Thomas, J. A. (1992) Complexity of species conservation in managed habitats: interaction between *Maculinea* butterflies and their ant hosts. *Biodiversity and Conservation*, 1, 155–169.
- Ewers, R. M., Didham, R. K. (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81, 117–142.

- Fiedler, K. (1995) Lycaenid butterflies and plants: hostplant relationships, tropical versus temperate. *Ecotropica*, 1, 51–58.
- Fordyce, J. A. (2005) Clutch Size Plasticity in the Lepidoptera. *Science*, 125 – 144.
- Fric, Z., Wahlberg, N., Pech, P., Zrzavý, J. (2007) Phylogeny and classification of the Phengaris-Maculinea clade (Lepidoptera: Lycaenidae): total evidence and phylogenetic species concepts. *Systematic Entomology*, 32, 558–567.
- Fürst, M. A., Nash, D. R. (2010) Host ant independent oviposition in the parasitic butterfly Maculinea alcon. *Biology letters*, 6, 174–176.
- Garcia-Barros, E., Fartmann, T. (2009) Butterfly oviposition: sites, behaviour and modes. J. Settele, T. Shreeve, M. Konvicka, H. Van Dyck (Toim), *Ecology of Butterflies in Europe* (lk 29–42) Cambridge University Press.
- Gates, R. G. (1980) Feeding Patterns of Monophagous, Oligophagous and Polyphagous Insect Herbivores: The Effect of Resource Abundance and Plant Chemistry. *Oecologia*, 46, 22–31.
- Gilbert, L. E., Singer, M. C. (1975) Butterfly Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6, 365–395.
- Grill, A., Cleary, D. F. R., Stettmer, C., Bräu, M., Settele, J. (2008) A mowing experiment to evaluate the influence of management on the activity of host ants of Maculinea butterflies. *Journal of Insect Conservation*, 12, 617–627.
- Grundel, R., Pavlovic, N. B. (2007) Resource availability, matrix quality, microclimate, and spatial pattern as predictors of patch use by the Karner blue butterfly. *Biological Conservation*, 135, 135–144.
- Grundel, R., Pavlovic, N. B., Sulzman, C. L. (1998) The effect of canopy cover and seasonal change on host plant quality for the endangered Katner blue butterfly (*Lycaeides melissa samuelis*) *Oecologia*, 114, 243–250.
- Gutiérrez, D., Thomas, C. D., León-Cortés, J. L. (1999) Dispersal, distribution, patch network and metapopulation dynamics of the dingy skipper butterfly (*Erynnis tages*) *Oecologia*, 121, 506–517.
- Habel, J. C., Schmitt, T., Härdtle, W., Lütkepohl, M., Assmann, T., Härdtle, W., Lütkepohl, M. (2007) Dynamics in a butterfly-plant-ant system: Influence of habitat characteristics on turnover rates of the endangered lycaenid Maculinea alcon. *Ecological Entomology*, 32, 536–543.
- Hanski, I. (1999) Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulation in dynamic landscapes. *Oikos*, 87, 209–219.
- Harmon, L. J., Braude, S. (2010) Conservation of Small Populations: Effective Population Sizes, Inbreeding, and the 50/500 Rule. *An Introduction to Methods and Models in Ecology and Conservation Biology*, 125–138.

- Heisswolf, A., Obermaier, E., Poethke, H. J. (2005) Selection of large host plants for oviposition by a monophagous leaf beetle: Nutritional quality or enemy-free space? *Ecological Entomology*, 30, 299–306.
- Hellmann, J. J. (2002) The effect of an environmental change on mobile butterfly larvae and the nutritional quality of their hosts. *Journal of Animal Ecology*, 71, 925–936.
- Hill, J. K., Griffiths, H. M., Thomas, C. D. (2011) Climate change and evolutionary adaptations at species' range margins. *Annual review of entomology*, 56, 143–159.
- Hochberg, M. E., Clarke, R. T., Elmes, G. W., Thomas, J. A. (1994) Population dynamic consequences of direct and indirect interactions involving a large blue butterfly and its plant and red ant hosts. *Journal of Animal Ecology*, 63, 375–391.
- Hochberg, M. E., Thomas, J. A., Elmes, G. W. (1992) A modelling study of the population dynamics of a large blue butterfly, *Maculinea rebeli*, a parasite of red ant nests. *Journal of Animal Ecology*, 61, 397–409.
- Jansen, S. H. D. R., Holmgren, M., van Langevelde, F., Wynhoff, I. (2012) Resource use of specialist butterflies in agricultural landscapes: Conservation lessons from the butterfly *Phengaris (Maculinea) nausithous*. *Journal of Insect Conservation*, 16, 921–930.
- Jansson, C. (2013) *Habitat selection and oviposition of the endangered butterfly Scolitantides orion in Sweden*. Linköpings universitet, Sweden.
- Janz, N. (2002) Evolutionary ecology of oviposition strategies. *Chemoecology of insect eggs and egg deposition*, 349–376.
- Johst, K., Drechsler, M., Thomas, J., Settele, J. (2006) Influence of mowing on the persistence of two endangered large blue butterfly species. *Journal of Applied Ecology*, 43, 333–342.
- Jones, R. (1987) Ants, parasitoids, and the cabbage butterfly *Pieris rapae*. *The Journal of Animal Ecology*, 56, 739–749.
- Jürivete, U., Õunap, E. (2008) Eesti liblikad. Kataloog. Estonian Lepidoptera. Catalogue. Eesti Lepideptoroloogide selts, Tallinn.
- Kazlauskas, R. I. Č. A. (2004) New and very rare for the Lithuanian fauna Lepidoptera species collected in 1978 – 2004. *New and rare for Lithuania insect species*, 16, 47–50.
- Kelber, A. (1999) Ovipositing butterflies use a red receptor to see green. *Journal Of Experimental Biology*, 202, 2619–2630.
- Kéry, M., Kéry, M., Matthies, D., Matthies, D., Fischer, M., Fischer, M. (2001) The effect of plant population size on the interactions between the rare plant *Gentiana cruciata* and its specialized herbivore *Maculinea rebeli*. *Journal of Ecology*, 89, 418 – 427.

- Komonen, A., Grapputo, A., Kaitala, V., Kotiaho, J. S., Päivinen, J. (2004) The role of niche breadth, resource availability and range position on the life history of butterflies. *Oikos*, 105, 41–54.
- Korösi, Á., Örvösy, N., Batáry, P., Kövér, S., Peregovits, L. (2008) Restricted within-habitat movement and time-constrained egg laying of female *Maculinea rebeli* butterflies. *Oecologia*, 156, 455–464.
- Kotiaho, J. S., Kaitala, V., Komonen, A., Päivinen, J. (2005) Predicting the risk of extinction from shared ecological characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 1963–1967.
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R. K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., R., Katja M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I. (2010) Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters*, 13, 597–605.
- Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., Müller, C. B., Tschardt, T. (2005) Relative importance of resource quantity, isolation and habitat quality for landscape distribution of a monophagous butterfly. *Ecography*, 465–474.
- Krehenwinkel, H., Tautz, D. (2013) Northern range expansion of European populations of the wasp spider *Argiope bruennichi* is associated with global warming-correlated genetic admixture and population-specific temperature adaptations. *Molecular Ecology*, 22, 2232–2248.
- Kukk, T. (2009) *Eesti taimede kukeaabits*. Kirjastus Varrak, Tallinn.
- Kukk, T., Kull, T. (2005) *Eesti taimede levikuatlas*. EMÜ põllumajandus- ja keskkonnainstituut, Tartu.
- Küer, A., Fartmann, T. (2005) Prominent shoots are preferred: Microhabitat preferences of *Maculinea alcon* ([Denis Schiffermüller], 1775) in Northern Germany (Lycaenidae) *Nota Lepidopterologica*, 27, 309–319.
- Lastra, J. A. S., Barrios, L. E. G., Rojas, J. C., Rivera, H. P. (2006) Host selection behavior of *Leptophobia aripa* (Lepidoptera: Pieridae) *Florida Entomologist*, 89, 127–134.
- Liu, Z., Scheirs, J., Heckel, D. G. (2010) Host plant flowering increases both adult oviposition preference and larval performance of a generalist herbivore. *Environmental entomology*, 39, 552–560.
- Maes, D., Van Dyck, H. (2001) Butterfly diversity loss in Flanders (north Belgium): Europe's worst case scenario? *Biological Conservation*, 99, 263–276.
- Maes, D., Vanreusel, W., Talloen, W., Van Dyck, H. (2004) Functional conservation units for the endangered Alcon Blue butterfly *Maculinea alcon* in Belgium (Lepidoptera: Lycaenidae) *Biological Conservation*, 120, 233–245.

- Meyer-Hozak, C. (2000) Population biology of *Maculinea rebeli* (Lepidoptera: Lycaenidae) on chalk grasslands of Eastern Westphalia (Germany) and implications for conservation. *Journal of Insect Conservation*, 4, 63–72.
- Mouquet, N., Belrose, V., Thomas, J. A., Elmes, G. W., Clarke, R. T., Hochberg, M. E. (2005) Conserving community modules: A case study of the endangered lycaenid butterfly *Maculinea alcon*. *Ecology*, 86, 3160–3173.
- Nowicki, P., Bonelli, S., Barbero, F., Balletto, E. (2009) Relative importance of density-dependent regulation and environmental stochasticity for butterfly population dynamics. *Oecologia*, 161, 227–239.
- Oostermeijer, J. G. B., Oostermeijer, J. G. B., Van't Veer, R., Van't Veer, R., Den Nijs, J. C. M., Den Nijs, J. C. M. (1994) Population structure of the rare, long-lived perennial *Gentiana pneumonanthe* in relation to vegetation and management in the Netherlands. *Journal of Applied Ecology*, 31, 428–438.
- Oškinis, V. (2013) Relationship between the butterfly *Phengaris rebeli* and its larval host plant *Gentiana cruciata* in Lithuanian population. *Ekologija*, 58, 369–373.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. K., Thomas, C. D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W. J., Thomas, J. A., Warren, M. (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399, 579–583.
- Pech, P., Fric, Z., Konvička, M., Zrzavý, J. (2004) Phylogeny of *Maculinea* blues (Lepidoptera: Lycaenidae) based on morphological and ecological characters: Evolution of parasitic myrmecophily. *Cladistics*, 20, 362–375.
- Pecsénye, K., Pecsénye, K., Bereczki, J., Bereczki, J., Tihanyi, B., Tóth, A., Peregovits, L., Varga, Z. S. (2007) Genetic differentiation among the *Maculinea* species (Lepidoptera: Lycaenidae) in eastern Central Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91, 11–21.
- Peregovits, L., Dobos, Z., Kun, A. (2001) A *Maculinea alcon* xerophila populációökológiája és természetvédelme. [Population ecology and conservation of *Maculinea alcon* xerophila.]. In: Borhidi, A., Dotta-Dukáts, Z. (eds.), *Ökológia az ezredfordulón II. Esettanulmányok. [Millennium in Ecology II. Case studies.]* Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, 27–55.
- Petersen, W. (1927) *Eesti päevaliblikad*. Loodus, Tartu.
- Porter, K. (1992) Eggs and egg-laying. In: Dennis, R. L. H. (ed.) *Ecology of butterflies in Britain*. Oxford Science Publ., Oxford, 46–72.
- Potter, K., Davidowitz, G., Woods, H. A. (2009) Insect eggs protected from high temperatures by limited homeothermy of plant leaves. *The Journal of experimental biology*, 212, 3448–3454.

- Rabasa, S. G., Gutiérrez, D., Escudero, A. (2005) Egg laying by a butterfly on a fragmented host plant: A multi-level approach. *Ecography*, 28, 629–639.
- Radchuk, V., Wallisdevries, M. F., Schtickzelle, N. (2012) Spatially and financially explicit population viability analysis of *Maculinea alcon* in The Netherlands. *PloS one*, 7, e38684.
- Rákosy, L., Vodă, R. (2008) Distribution of *Maculinea* genus in Romania (Lepidoptera, Lycaenidae) *Entomologica Romanica*, 13, 9–18.
- Rausher, M. D. (1979) Larval Habitat Suitability and Oviposition Preference in Three Related Butterflies. *Ecology*, 60, 503–511.
- Ravenscroft, N. O. M. (1994) The ecology of the chequered skipper butterfly *Carterocephalus palaemon* in Scotland. I. Microhabitat. *Journal of Applied Ecology*, 31, 613–622.
- Renwick, J. A. A. (1994) OVIPOSITION BEHAVIOUR IN LEPIDOPTERA. *Annual Review of Entomology*, 39, 377–400.
- Reudler Talsma, J. H., Biere, a., Harvey, J. A., Van Nouhuys, S. (2008) Oviposition cues for a specialist butterfly-plant chemistry and size. *Journal of Chemical Ecology*, 34, 1202–1212.
- Reudler Talsma, J. H., Torri, K., van Nouhuys, S. (2008) Host plant use by the Heath fritillary butterfly, *Melitaea athalia*: plant habitat, species and chemistry. *Arthropod-Plant Interactions*, 2, 63–75.
- Rodrigues, D., Moreira, G. R. P. (2002) Geographical variation in larval host-plant use by *Heliconius erato* (Lepidoptera: Nymphalidae) and consequences for adult life history. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia*, 62, 321–332.
- Rutkowski, R., Sielezniew, M., Szostak, A. (2009) Contrasting levels of polymorphism in cross-amplified microsatellites in two endangered xerothermophilous, obligatorily myrmecophilous, butterflies of the genus *Phengaris* (*Maculinea*) (Lepidoptera: Lycaenidae) *European Journal of Entomology*, 106, 457–469.
- Salamah, M. R. C., Ali, A., Hassan, A. A. (2010) Oviposition preference and nutritional indices of *Papilio polytes* L. (Papilionidae) larvae on four rutaceous (Sapindales: Rutaceae) host plants. *Journal of Lepidopterists' Society*, 64, 203–210.
- Schoonhoven, L. M., van Loon, J. J. A., Dicke, M. (2005) *Insect-plant biology*. Oxford University Press, New York.
- Sielezniew, M., Rutkowski, R., Ponikwicka-Tyszko, D., Ratkiewicz, M., Dziekańska, I., Švitra, G. (2012) Differences in genetic variability between two ecotypes of the endangered myrmecophilous butterfly *Phengaris* (= *Maculinea*) *alcon*- the setting of conservation priorities. *Insect Conservation and Diversity*, 5, 223–236.

- Sielezniew, M., Stankiewicz, A. M. (2007) Differences in the development of the closely related myrmecophilous butterflies *Maculinea alcon* and *M. rebeli* (Lepidoptera: Lycaenidae) *European Journal of Entomology*, 104, 433–444.
- Singer, M. C., Thomas, C. D., Ng, D. (1988) Heritability of oviposition preference and its relationship to offspring performance within a single insect population. *Evolution*, 42, 977–985.
- Soares, P. O., Crespi, A. L., Rodrigues, M. C., Arnaldo, P. S. (2012) The habitat vegetational structure and the success of the blue alcon, *Maculinea alcon* (Denis Schiffermüller) *Plant Biosystems*, 146, 1–6.
- Stamp, N. (1982) Selection of oviposition sites by the Baltimore checkerspot, *Euphydryas phaeton* (Nymphalidae) *Journal of the Lepidopterists' Society*, 36, 290–302.
- Stankiewicz, A., Sielezniew, M., Švitra, G. (2005) *Myrmica schencki* (Hymenoptera: Formicidae) rears *Maculinea rebeli* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Lithuania: new evidence for geographical variation of host-ant specificity of an endangered butterfly. *Myrmecologische nachrichten*, 7, 51–54.
- Stefanescu, C., Peñuelas, J., Sardans, J., Filella, I. (2006) Females of the specialist butterfly *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalinae: Melitaeini) select the greenest leaves of *Lonicera implexa* (Caprifoliaceae) for oviposition. *European Journal of Entomology*, 103, 569–574.
- Steiner, F. M., Sielezniew, M., Schlick-Steiner, B. C., Höttinger, H., Stankiewicz, A., Górnicki, A. (2003) Host specificity revisited: New data on *Myrmica* host ants of the lycaenid butterfly *Maculinea rebeli*. *Journal of Insect Conservation*, 7, 1–6.
- Stewart, K. E. J., Bourn, N. A. D., Thomas, J. A. (2001) An evaluation of three quick methods commonly used to assess sward height in ecology. *Journal of Applied Ecology*, 38, 1148–1154.
- Tartally, A., Koschuh, A., Varga, Z. (2014) The re-discovered *Maculinea rebeli* (Hirschke, 1904): Host ant usage, parasitoid and initial food plant around the type locality with taxonomical aspects (Lepidoptera, Lycaenidae) *ZooKeys*, 406, 25–40.
- Team R Development Core (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Viin.
- Thomas, J. A., Elmes, G. W. (1998) Higher productivity at the cost of increased host-specificity when *Maculinea* butterfly larvae exploit ant colonies through trophallaxis rather than by predation. *Ecological Entomology*, 23, 457–464.
- Thomas, J. A., Elmes, G. W. (2001) Food-plant niche selection rather than the presence of ant nests explains oviposition patterns in the myrmecophilous butterfly genus *Maculinea*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268, 471–477.

- Thomas, J. A., Elmes, G. W., Clarke, R. T., Kim, K. G., Munguira, M. L., Hochberg, M. E. (1997) Field evidence and model predictions of butterfly-mediated apparent competition between gentian plants and red ants. *Acta Ecologica*, 18, 671–684.
- Thomas, J. A., Elmes, G. W., Sielezniew, M., Stankiewicz-Fiedurek, A., David, J., Simcox, D. J., Settele, J. (2013) Mimetic host shifts in an endangered social parasite of ants Mimetic host shifts in an endangered social parasite of ants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280.
- Thomas, J. A., Elmes, G. W., Wardlaw, J. C., Woyciechowski, M. (1989) Host specificity among *Maculinea* butterflies in *Myrmica* ant nests. *Oecologia*, 79, 452–457.
- Thomas, J. A., Munguira, M. L., Martin, J., Elmes, G. W. (1991) Basal hatching by *Maculinea* butterfly eggs: a consequence of advanced myrmecophily? *Biological Journal of the Linnean Society*, 44, 175–184.
- Thomas, J. A., Telfer, M. G., Roy, D. B., Preston, C. D., Greenwood, J. J. D., Asher, J., Fox, R., Clarke, R. T., Lawton, J. H. (2004) Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science*, 303, 1879–1881.
- Thompson, J. N. (1983) Selection pressures on phytophagous insects feeding on small host plants. *Oikos*, 40, 438–444.
- Thompson, J. N. (1988) Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 47, 3–14.
- Thompson, J., Pellmyr, O. (1991) Evolution Of Oviposition Behavior And Host Preference In Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 36, 65–89.
- Timus, N., Craioveanu, C., Sitaru, C., Rus, a, Rákossy, L. (2013) Differences in adult phenology, demography, mobility and distribution in two syntopic ecotypes of *Maculinea alcon* (*cruciata* vs. *pneumonanthæ*)(Lepidoptera: Lycaenidae) from Transilvania (Romania) *Entomologica romanica*, 18, 21–30.
- Tschenn, J., Losey, J. E., Jesse, L. H., Obrycki, J. J., Hufbauer, R. (2001) Effects of Corn Plants and Corn Pollen on Monarch Butterfly (Lepidoptera: Danaidae) Oviposition Behavior. *Environmental Entomology*, 30, 495–500.
- WallisDeVries, M. F. (2004) A quantitative conservation approach for the endangered butterfly *Maculinea alcon*. *Conservation Biology*, 18, 489–499.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, a, Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J. M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395.
- Van Dyck, H., Oostermeijer, J. G., Talloen, W., Feenstra, V., van der Hidde, A., Wynhoff, I. (2000) Does the presence of ant nests matter for oviposition to a specialized myrmecophilous *Maculinea* butterfly? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267, 861–866.

- Van Dyck, H., Van Strien, A. J., Maes, D., Van Swaay, C. A. M. (2009) Declines in common, widespread butterflies in a landscape under intense human use. *Conservation Biology*, 23, 957–965.
- van Swaay, C., Cuttelod, A., Collins, S., Maes, D., Munguira, M. L., Sasic, M., Settele, J., Verovnik, R., Verstrael, T., Warren, M., Wiemers, M., Wynhoff, I. (2010) *European Red List of Butterflies*. Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- van Swaay, C., Maes, D., Collins, S., Munguira, M. L., Šašić, M., Settele, J., Verovnik, R., Warren, M., Wiemers, M., Wynhoff, I., Cuttelod, A. (2011) Applying IUCN criteria to invertebrates: How red is the Red List of European butterflies? *Biological Conservation*, 144, 470–478.
- van Swaay, C., Warren, M. (1999) *Red Data Book of European Butterflies (Rhopalocera)* Nature and Environment. Strasbourg: Council of Europe Publishing.
- van Swaay, C., Warren, M., Lois, G. (2006) Biotope use and trends of European butterflies. *Journal of Insect Conservation*, 10, 189–209.
- Warren, M. S., Hill, J. K., Thomas, J. A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B., Roy, D. B., Telfer, M. G., Jeffcoate, S., Harding, P., Jeffcoate, G., Willis, S. G., Greatorex-Davies, J. N., Moss, D., Thomas, C. D. (2001) Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, 414, 65–69.
- Webb, M. R., Pullin, A. S. (2000) Egg distribution in the large copper butterfly *Lycaena dispar batavus* (Lepidoptera: Lycaenidae): Host plant versus habitat mediated effects. *European Journal of Entomology*, 97, 363–367.
- Weiss, S. B., Murphy, D. D., White, R. R. (1988) Sun, slope, and butterflies: topographic determinants of habitat quality for *Euphydryas editha*. *Ecology*, 69, 1486–1496.
- West, S. A., Cunningham, J. P. (2002) A general model for host plant selection in phytophagous insects. *Journal of theoretical biology*, 214, 499–513.
- Viidalepp, J., Remm, H. (1996) *Eesti liblikate määraja*. Valgus, Tallinn.
- Wiklund, C. (1975) The Evolutionary Relationship between Adult Oviposition Preferences and Larval Host Plant Range in *Papilio machaon* L. *Oecologia*, 18, 185–197.
- Wiklund, C. (1981) Generalist vs. specialist oviposition behaviour in *Papilio machaon* (Lepidoptera) and functional aspects on the hierarchy of oviposition preferences. *Oikos*, 36, 163–170.
- Wiklund, C. (1984) Egg-laying patterns in butterflies in relation to their phenology and the visual apparency and abundance of their host plants. *Oecologia*, 63, 23–29.
- Vilbas, M., Teder, T., Tiitsaar, A., Kaasik, A., Esperk, T. (2015) Habitat use of the endangered parasitic butterfly *Phengaris arion* close to its northern distribution limit. *Insect Conservation and Diversity*, 8, 252–260.

- Williams, E. H. (1981) Thermal Influences on Oviposition in the Montane Butterfly *Euphydryas gillettii*. *Oecologia*, 50, 342–346.
- Wilson, R. J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., Monserrat, V. J. (2007) An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology*, 13, 1873–1887.
- Witek, M., Sliwinska, E. B., Skórka, P., Nowicki, P., Settele, J., Woyciechowski, M. (2006) Polymorphic growth in larvae of *Maculinea* butterflies, as an example of biennialism in myrmecophilous insects. *Oecologia*, 148, 729–733.
- Witek, M., Śliwińska, E. B., Skórka, P., Nowicki, P., Wantuch, M., Vrabec, V., Settele, J., Woyciechowski, M. (2008) Host ant specificity of large blue butterflies *Phengaris* (*Maculinea*) (Lepidoptera: Lycaenidae) inhabiting humid grasslands in East-central Europe. *European Journal of Entomology*, 105, 871–877.
- Wynhoff, I. (1998a) Lessons from the reintroduction of *Maculinea teleius* and *M. nausithous* in the Netherlands. *Journal of Insect Conservation*, 2, 47–57.
- Wynhoff, I. (1998b) The recent distribution of the European *Maculinea* species. *Journal of Insect Conservation*, 2, 15–27.

Internetiallikad

- Internet 1. The IUCN Red List of Threatened Species 2014. Kättesaadav: <http://www.iucnredlist.org>
- Internet 2. eElurikkus. Kättesaadav: <http://elurikkus.ut.ee>
- Internet 3. Maa-ameti geoportaal: looduskaitse ja Natura 2000 kaardirakendus. Kättesaadav: <http://geoportaal.maaamet.ee/>

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Triin Edovald

annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

Soo-tähniksiniitiiva (*Phengaris alcon*) (*Lepidoptera: Lycaenidae*) munemispäiga valik liigi leviku põhjapiiril,

mille juhendajad on Margus Vilbas ja Tiit Teder,

1.1 reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2 üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 25.05.2015